

N° D'ORDRE 2571

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

LOUISE LESPÉRON

Boursière de la Caisse Nationale de la Recherche scientifique,
Préparateur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES CYTOLOGIQUES ET EXPÉRIMENTALES
SUR LA SÉCRÉTION DE LA SOIE ET SUR CERTAINS
MÉCANISMES EXCRÉTEURS CHEZ LES INSECTES.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *devant la Commission d'examen.*

- 4 JUIN 1937 -

MM. DUBOSCQ *Président.*

PRENANT } *Examineurs.*
MILLOT }

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1937

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Les chromosomes géants des glandes salivaires des Diptères et la génétique.

Vu et approuvé :

Paris, le 26 Février 1937

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
Ch. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,
S. CHARLÉTY.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

LOUISE LESPÉRON

Boursière de la Caisse Nationale de la Recherche scientifique,
Préparateur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES CYTOLOGIQUES ET EXPÉRIMENTALES
SUR LA SÉCRÉTION DE LA SOIE ET SUR CERTAINS
MÉCANISMES EXCRÉTEURS CHEZ LES INSECTES.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. DUBOSQ *Président.*

PRENANT }
MILLOT } *Examineurs.*

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1937

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... M. MOLLIARD.
Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.

Professeurs honoraires	{	H. LEBESGUE.	PÉCHARD.	LESPIEAU.
		A. FERNBACH.	FREUNDLER.	MARCHIS.
		Émile PICARD.	AUGER.	VESSIOT.
		LÉON BRILLOUIN.	BLAISE.	PORTIER.
		GUILLET.	DANGEARD.	

PROFESSEURS

G. BERTRAND.....	T	Chimie biologique.	ROBERT-LÉVY.....	T	Physiologie comparée.
M. CAULLERY.....	T	Zoologie (Évolution des êtres organisés).	F. PICARD.....		Zoologie (Évolution des êtres organisés).
G. URBAIN.....	T	Chimie générale.	Henri VILLAT.....	T	Mécanique des fluides et applications.
Émile BOREL.....	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	Ch. JACOB.....	T	Géologie.
Jean PERRIN.....	T	Chimie physique.	P. PASCAL.....	T	Chimie minérale.
H. ABRAHAM.....	T	Physique.	M. FRÉCHET.....	T	Calcul différentiel et Calcul intégral.
E. CARTAN.....	T	Géométrie supérieure.	E. ESCLANGON.....	T	Astronomie.
M. MOLLIARD.....	T	Physiologie végétale.	M ^{me} RAMART-LUCAS	T	Chimie organique.
L. LAPICQUE.....	T	Physiologie générale.	H. BÉGHIN.....	T	Mécanique physique et expérimentale.
A. COTTON.....	T	Recherches physiques.	FOCH.....		Mécanique expérimentale des fluides.
J. DRACH.....	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	PAUTHENIER.....		Physique (P. C. B.).
Charles FABRY.....	T	Enseignement de Physique.	De BROGLIE.....	T	Théories physiques.
Charles PÉREZ.....	T	Zoologie.	CHRÉTIEN.....		Optique appliquée.
Léon BERTRAND.....	T	Géologie structurale et géologie appliquée.	P. JOB.....		Chimie générale.
E. RABAUD.....	T	Biologie expérimentale.	LABROUSTE.....		Physique du Globe.
M. GUICHARD.....		Chimie minérale.	PRENANT.....		Zoologie.
Paul MONTEL.....	T	Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	VILLEY.....		Mécanique physique et expérimentale.
P. WINTREBERT.....	T	Anatomie et histologie comparées.	BOHN.....		Zoologie (P. C. B.).
L. BLARINGHEM.....	T	Botanique.	COMBES.....		Botanique (P. C. B.).
O. DUBOSQ.....	T	Biologie maritime.	GARNIER.....	T	Mathématiques générales.
G. JULIA.....	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	PÉRÈS.....		Mécanique théorique des fluides.
C. MAUGUIN.....	T	Minéralogie.	HACKSPILL.....		Chimie (P. C. B.).
A. MICHEL-LÉVY.....	T	Pétrographie.	LAUGIER.....		Physiologie générale.
H. BÉNARD.....	T	Mécanique expérimentale des fluides.	TOUSSAINT.....		Technique Aéronautique.
A. DENJOY.....	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	M. CURIE.....		Physique (P. C. B.).
L. LUTAUD.....	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	G. RIBAUD.....	T	Hautes températures.
Eugène BLOCH.....	T	Physique théorique et physique céleste.	CHAZY.....	T	Mécanique rationnelle.
G. BRUHAT.....		Physique.	GAULT.....		Chimie (P. C. B.).
E. DARMOIS.....		Enseignement de Physique.	CROZE.....		Recherches Physiques.
A. DEBIERNE.....	T	Physique Générale et Radioactivité.	DUPONT.....	T	Théories chimiques.
A. DUFOUR.....	T	Physique (P. C. B.).	LANQUINE.....		Géologie.
L. DUNOYER.....		Optique appliquée.	VALIRON.....		Mathématiques générales.
A. GUILLIERMOND.....	T	Botanique.	BARRABÉ.....		Géologie structurale et Géologie appliquée.
M. JAVILLIER.....		Chimie biologique.	MILLOT.....		Zoologie (P. C. B.).
L. JOLEAUD.....		Paléontologie.	F. PERRIN.....		Théories physiques.
			VAVON.....		Chimie organique.
			G. DARMOIS.....		Calcul des Probabilités et Physique Mathématique.

Secrétaire..... A. PACAUD.
Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK.



A la Mémoire de mes Parents

AVANT-PROPOS

Il y a quelques années, j'ai entrepris des recherches cytologiques sur la glande séricigène du Ver à soie. Les résultats obtenus m'ont incitée à étendre mes études à d'autres Insectes producteurs de soie, notamment à ceux dont les organes séricigènes ne sont pas des glandes céphaliques. Je ne me suis pas bornée à l'étude des phénomènes cytologiques. Le problème de la signification physiologique et biologique de la soie m'a beaucoup préoccupée. Aussi dans le présent mémoire trouvera-t-on à côté d'une partie cytologique, une autre physiologique plus particulièrement expérimentale.

Au début de cet ouvrage, je suis heureuse d'exprimer à mon maître, M. le professeur GRASSÉ, ma bien vive gratitude. Je lui dois l'idée première de ce travail et ce fut un honneur pour moi que de collaborer avec lui sur des sujets voisins. Il a bien voulu s'intéresser à mes travaux et les critiquer. J'ai, en maintes circonstances, profité de son érudition étendue. C'est aussi lui qui m'a initiée aux techniques cytologiques et je lui dois le meilleur de ma formation scientifique.

Mes respectueux remerciements vont aussi à M. le professeur DUBOSCQ qui, avec une grande bonté, m'a reçue à deux reprises dans les laboratoires de Villefranche et de Banyuls et a accepté de me donner son avis sur certaines de mes préparations. Je l'assure encore de ma reconnaissance pour avoir daigné présider le jury de ma thèse de doctorat.

Je remercie bien sincèrement MM. les professeurs PRENANT et MILLOT, qui ont fait un accueil favorable à mon mémoire.

Je n'aurais garde d'oublier que c'est grâce au Conseil d'administration de la *Caisse nationale de la Recherche scientifique* que je dois d'avoir pu

terminer ce modeste travail. Il m'a, en effet, accordé une subvention qui m'a permis d'achever ma thèse en toute liberté d'esprit. Avec lui, je remercie aussi la Direction des *Archives de Zoologie expérimentale et générale* qui, en insérant mon mémoire dans son périodique, m'a fait un grand honneur et m'a rendu un très réel service.

A Mlle O. TUZET, chef de travaux au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer, à M. DELMAS, professeur à l'École d'Agriculture de Montpellier, à M. SECRÉTAN, directeur de la Station séricicole d'Alès, à M. REBOILLON, directeur de la Station séricicole des Alès, qui m'ont procuré un précieux matériel et ont toujours répondu si aimablement à mes demandes, j'adresse mes remerciements les meilleurs.

J'ai eu recours pour de nombreuses traductions à l'inépuisable obligeance de M. Jean STAEBLING et j'ai grandement bénéficié de sa connaissance parfaite de la langue allemande. A lui et à tous ceux qui ont facilité ma tâche, j'exprime ma cordiale reconnaissance.

RECHERCHES CYTOLOGIQUES ET EXPÉRIMENTALES SUR LA SÉCRÉTION DE LA SOIE et sur certains mécanismes excréteurs chez les Insectes

PAR

LOUISE LESPERON

Boursière de la Caisse Nationale de la Recherche scientifique.
Préparateur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand.

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION.....	2
Matériel, méthodes et techniques.....	3
PREMIÈRE PARTIE : SÉCRÉTION DE LA SOIE	
CHAPITRE PREMIER. <i>Sécrétion de la soie chez les Lépidoptères</i>	7
1. Historique (p. 7). — 2. Anatomie de l'appareil séricigène du Ver à soie (p. 11). — 3. L'appareil trachéen des glandes séricigènes (p. 13). — 4. Etude cytologique des glandes séricigènes (p. 16). A. Les membranes (p. 16). B. Le noyau (p. 18). C. Le cytoplasme (p. 21). <i>a.</i> Mitochondries (p. 21); <i>b.</i> Vacuoles (p. 22); <i>c.</i> Vésicules osmiophiles (p. 23); <i>d.</i> Enclaves de sécrétion (p. 25). — 5. La sécrétion de la soie (p. 26). A. Composition (p. 26). B. Origine (p. 27). C. Passage de la soie du corps cellulaire dans la cavité de la glande (p. 33). D. États de la soie dans la cavité (p. 34). — 6. Appareil séricigène chez quelques autres Lépidoptères (p. 34). — 7. Sécrétion de la soie chez ces Lépidoptères (p. 37). — 8. Glandes de Vers ayant commencé leurs cocons et de Vers ayant retenu la totalité de leur soie (p. 40).	
CHAPITRE II. <i>Sécrétion de la soie chez les Trichoptères</i>	44
1. Historique (p. 44). — 2. Etude anatomique (p. 46) : Appareil séricigène (p. 47). Appareil trachéen (p. 48); Cytologie (p. 48). A. Les membranes (p. 48); B. Le noyau (p. 48); C. Le Cytoplasme (p. 49) : <i>a.</i> Mitochondries (p. 50), <i>b.</i> vacuoles (p. 51), <i>c.</i> appareil de Golgi (p. 51). — La sécrétion de la soie (p. 52). <i>a.</i> Sécrétion (p. 55); <i>b.</i> Post-sécrétion (p. 57); <i>c.</i> Passage de la soie (p. 58); <i>d.</i> États de la soie dans la cavité (p. 59).	
CHAPITRE III. <i>Glandes céphaliques des Lépidoptères et des Trichoptères</i>	59
1. Glandes mandibulaires (p. 61). — 2. Glandes de Lyonet (p. 63).	

CHAPITRE IV. <i>Sécrétion de la soie par des glandes spécialisées mais non céphaliques</i>	64
1° <i>Sécrétion de la soie par l'Hydrophile</i>	64
1. Historique (p. 65). — 2. Etude anatomique et explication de la topographie du tube annexe (p. 65). — 3. Cytologie (p. 66). A. Membranes (p. 66). B. Noyau (p. 66). C. Cytoplasme (p. 67). — 4. Sécrétion de la soie (p. 69). A. Mise en charge de la cellule (p. 69). B. La cellule après sa sécrétion (p. 71).	
2° <i>Sécrétion de la soie par l'Embia</i>	72
1. Historique (p. 72). — 2. Anatomie et histologie de l'appareil fileur (p. 73). — 3. Interprétation d'une glandule et de son ampoule (p. 75). — 4. Cytologie succincte (p. 77). A. Membranes (p. 77). B. Noyau (p. 77). C. Cytoplasme (p. 77). — 5. Sécrétion (p. 80).	
CHAPITRE V. <i>Les épithéliofibrilles dans la cellule glandulaire</i>	81
CHAPITRE VI. <i>Quelques données sur la sécrétion de la soie par certains Arthropodes non étudiés par nous</i>	83
CHAPITRE VII. <i>Sécrétion et organites sécréteurs</i>	87
1. Appareil de Golgi (p. 87). — 2. Nucléole (p. 90). Considérations générales sur la sécrétion de la soie.....	94
DEUXIÈME PARTIE : QUELQUES PHÉNOMÈNES D'EXCRÉTION CHEZ LE VER À SOIE	
CHAPITRE PREMIER. <i>Critères de l'excrétion</i>	96
CHAPITRE II. <i>Utilisation des colorants dans la recherche des cellules excrétrices</i>	99
1. Historique (p. 99). A. Colorants basiques (p. 100). B. Colorants acides (p. 101). C. Colorants amphotères (p. 101). D. Encre de Chine (p. 102). — 2. Ingestion : Historique (p. 102). A. Colorants basiques (p. 103). B. Colorants acides (p. 104). C. Colorants amphotères (p. 105). D. Encre de Chine (p. 105). — 3. Les voies d'accès du colorant et sa fixation (p. 105). — Rôle des facteurs physico-chimiques dans la coloration (p. 108). A. Modification du facteur quantité (p. 109). B. Modification du pH des solutions (p. 110). C. Variation de la tension superficielle (p. 111).	
CHAPITRE III. <i>La signification physiologique des diverses cellules colorées</i>	112
1. Appareil séricigène (p. 112). — 2. Muqueuse intestinale (p. 113). — 3. Énocytes et cellules péri-cardiales (p. 116).	
CHAPITRE IV. <i>Fonction athrocytaire et système réticulo-endothélial</i>	120
CHAPITRE V. <i>La soie est-elle un produit d'excrétion? La signification biologique du cocon</i>	125
Conclusions relatives à l'excrétion.....	130
TROISIÈME PARTIE : LA MUE EN TANT QUE PROCESSUS ÉPURATEUR	
Historique (p. 132). — Description du phénomène de la mue (p. 133). A. Destinée du liquide exuvial (p. 135). B. Origine des urates (p. 136). C. Remarques sur la mue (p. 138). — Histologie (p. 138). A. Les téguments (p. 139). B. Les glandes de la mue (p. 140).	
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	142
Bibliographie.....	144
Explication des planches.....	155

INTRODUCTION

La soie est une substance complexe qui, par hydrolyse, libère un grand nombre d'acides aminés. Elle est sécrétée exclusivement par les Arthropodes. Les filaments « soyeux » signalés chez certaines Annélides sont, apparemment, faits de mucus et n'ont rien de commun avec le fil de soie des Araignées, des Myriapodes progonéates et des Chenilles.

La soie n'est pas, dans tous les cas, sécrétée par des organes homologues. Chez les Arachnides, que nous n'étudierons pas ici, elle est produite par des glandes situées à la face ventrale de l'abdomen. Chez les Cochenilles diaspinés, elle provient de cellules hypodermiques enfoncées

dans la profondeur et localisées presque toujours sur les côtés de l'Insecte. Les Embioptères ont, dans leurs tarses antérieurs, de volumineuses glandes à fonction séricigène. Trichoptères, Lépidoptères, Hyménoptères possèdent, pour la plupart, à l'état larvaire, des glandes labiales qui produisent de la soie. Les larves de Planipennes, tels que Chrysopes, Fourmilions, etc., élaborent par leurs tubes de Malpighi une soie qui, apparemment, diffère peu de celle des Chenilles. Quelques Coléoptères possèdent des organes séricigènes : portion proximale des tubes de Malpighi chez la *Lebia scapularis* (Carabide), tubes annexes des organes génitaux chez l'Hydrophile. Nombreux sont les Diptères (Mycétophiles, Cécidomyies, beaucoup d'Orthoraphes) qui, à l'état larvaire, ont des glandes séricigènes interprétées comme glandes labiales (BERLESE 1909).

Cette simple énumération que l'on pourrait allonger encore suffit à montrer que la soie peut être sécrétée par des appareils glandulaires n'ayant ni le même emplacement, ni la même origine, ni la même structure¹.

Dès lors, on comprend l'intérêt qui s'attache à la cytologie comparée des appareils séricigènes.

Nous n'avons eu ni le temps, ni l'intention d'étudier toutes les glandes productrices de soie. Nous nous sommes adressée aux animaux les plus communs ou les plus caractéristiques, afin de permettre à nos successeurs de contrôler aisément nos résultats et aussi parce que les espèces tels que le Ver à soie que nous avons largement utilisé, peuvent s'obtenir en quantités considérables.

La signification physiologique de la sécrétion soyeuse nous a amenée à entreprendre et à réviser un certain nombre de recherches sur les phénomènes excréteurs des Insectes.

Enfin, toujours préoccupée par les phénomènes d'épuration de l'organisme, nous avons été conduite à reprendre l'étude détaillée de la mue chez le Ver à soie.

Matériel, Méthodes et Techniques

Nous exposerons tout d'abord les méthodes et techniques générales auxquelles nous avons eu recours pour étudier soit la sécrétion, soit l'excrétion, nous réservant de signaler les techniques spéciales au cours des différents chapitres et selon les besoins.

1. On peut se demander si les glandes glutinifères des Amphipodes ne seraient pas jusqu'à un certain point des glandes rejetant une substance analogue à la soie (acides aminés).

I. — ÉTUDE SUR LE VIVANT ET COLORATION VITALES

Toutes nos études cytologiques ont été précédées d'un examen microscopique *in vivo* des organes ou des sortes cellulaires sur lesquels nous avons poursuivi des recherches.

Les Insectes sont disséqués dans une solution équilibrée, soit le liquide de Ringer, soit le liquide de Tyrode. C'est à ce dernier que nous avons, en général, donné la préférence.

Voici la formule du mélange que nous avons utilisé :

Na Cl.....	8 grammes
K Cl.....	0 gr. 20
Ca Cl ²	0 gr. 20
Mg Cl ²	0 gr. 20
PO ⁴ H ² Na.....	0 gr. 05
CO ³ H Na.....	1 gramme
Glucose.....	1 gramme
H ² O.....	q. s. pour 1.000 cmc.

Pour l'examen du chondriome et du vacuome, les tissus ont été immergés dans un liquide physiologique de réaction neutre, additionné de vert-Janus ou de rouge neutre ou de tout autre colorant vital et déposés entre lame et lamelle.

La coloration vitale a été également réalisée par la voie digestive. Les Vers à soie sont nourris avec des feuilles de mûrier trempées dans des solutions (de 0,5 à 2 p. 100) de substances colorantes. Les feuilles ne sont distribuées aux Vers qu'après évaporation complète du liquide. Dans le cas de *Galleria melonella*, tantôt on saupoudre les rayons de cire du colorant pulvérisé, tantôt colorants et cire sont fondus ensemble; après solidification, on réduit la masse en petits morceaux que les chenilles mangent sans répugnance.

Nous avons pratiqué, d'une manière courante, l'injection de solutions colorantes dans la cavité viscérale des Insectes. Sans entrer dans le détail de notre technique sur laquelle nous reviendrons, indiquons dès à présent que le solvant utilisé a été, dans tous les cas, un liquide de Tyrode, de pH 7, filtré sur bougie Chamberland. Toutes les injections ont été réalisées avec une asepsie rigoureuse.

II. — FIXATIONS, COLORATIONS, IMPRÉGNATIONS

Pour le travail histologique courant, nous avons eu recours aux fixateurs ordinaires. Le mélange picro-formol-acétique, soit selon la formule

de BOUIN, soit additionné d'alcool (Bouin-Duboseq), soit additionné d'acétate de cuivre (Bouin-Hollande), soit additionné d'urée, nous a donné des résultats très constants et, dans leur ensemble, satisfaisants.

Parmi les autres fixateurs contenant de l'acide acétique que nous avons employés, nous accorderons une mention particulière au mélange picro-chromo-acétique selon la formule de Bataillon :

Acide chromique à 2 p. 100..... 9 vol.

Acide acétique glacial..... 1 vol.

Le tout saturé d'acide picrique cristallisé.

Ce fixateur, malgré sa haute teneur en acide acétique corrigée par l'abondance d'acide chromique, a un pouvoir pénétrant considérable et fixe très exactement les noyaux.

Le sublimé acétique donne des résultats vraiment médiocres, mais après son usage, la coloration de Mann et la méthode de Feulgen sont très facilitées.

La coloration usuelle et qui nous a rendu le plus de services est celle de Prenant (hématoxyline-éosine-vert-lumière).

Nous avons appliqué aussi les méthodes de Mallory et celle de Ramón y Cajal au carmin, picro-carmin d'indigo. Pour l'étude fine de la cellule, la plupart des fixateurs dits cytologiques ont été mis en œuvre. Citons, entre autres, les mélanges de Flemming avec ou sans acide acétique, de Regaud, de Kolatscheff, etc.

La meilleure fixation des mitochondries a été obtenue par le mélange de Benoit, selon la formule indiquée ci-dessous :

Bichromate de potasse à 5 p. 100..... 6 parties

Acide osmique à 2 p. 100..... 5 —

Bichlorure de mercure à 5 p. 100, dans solution physiologique..... 5 —

Nitrate d'uranium à 4 p. 100..... 4 —

Le mélange d'Hirschler est aussi très bon, mais moins constant dans ses résultats :

Acide osmique..... 1 vol.

Acide chromique 1 p. 100..... } 3 vol.

Bichromate de K 3 p. 100..... }

Après ces fixations, les mitochondries sont colorées, soit par l'hématoxyline (Regaud), soit par la fuchsine acide (Altmann).

Pour éviter la confusion entre mitochondries et autres organites cellulaires, nous avons dû recourir à la technique délicate, mais en fait la plus

élective, de Benda. Afin de faciliter la vérification de nos résultats, voici la technique précise que nous avons employée (modification P. GRASSÉ) :

Les pièces sont fixées 8 jours au Flemming. Lavage à l'eau pendant une heure suivi d'un passage de 24 heures dans :

Acide pyroligneux rectifié.....	1 vol.
Acide chromique 1 p. 100.....	1 vol.

24 heures encore dans le bichromate de potasse. — Lavage à l'eau de source d'une durée de 12 à 24 heures. — Passage rapide dans les alcools. — Inclusion brève. — Les pièces sont débitées en coupes minces, d'un maximum de 5 μ .

Après déparaffinage, les préparations sont traitées comme il suit :

Alun de fer ammoniacal 4 p. 100, 24 heures. — Lavage eau distillée, rapide et soigneusement fait. — Sulfalizarine (solution aqueuse à 2 p. 100 additionnée de 12 p. 100 d'eau distillée au moment de l'emploi) : 24 heures à froid. — Lavage eau distillée à froid. — Cristal-violet (solution à 2 p. 100 dans alcool 95° additionnée d'une quantité égale d'eau anilinée au moment de l'emploi). Il faut chauffer légèrement 2 à 3 minutes, jusqu'aux premières vapeurs et il est inutile de dépasser 3 minutes dans cette solution. — Décoloration dans l'acide acétique à 30 p. 100 pendant un temps variable, mais rarement inférieur à 2 minutes. — Les coupes sont alors d'un bleu-violet clair. Un lavage à l'eau de source fait virer l'alizarine au rouge.

La préparation, séchée le plus vite possible au papier filtre, est déshydratée dans l'alcool absolu, et non dans l'acétone comme disait BENDA. Le séjour dans l'alcool doit être aussi court que possible. La lame est portée dans l'essence de bergamote que l'on enlève ensuite au xylol. Montage au baume du Canada.

L'appareil de Golgi n'a été révélé que par les imprégnations métalliques. Nous pensons avoir appliqué aux glandes séricigènes toutes les techniques actuellement décrites. Sans hésiter, la méthode de choix est la suivante, indiquée par KOLATCHEV et modifiée par HIRSCHLER précisément pour l'appareil de Golgi.

Fixation à la glace pendant 24 à 48 heures dans le mélange :

Acide osmique 2 p. 100.....	8 cmc.
Acide chromique 1 p. 100.....	4 cmc.
Bichromate de potasse 3 p. 100.....	4 cmc.

Les pièces retirées du fixateur sont lavées à l'eau de source pendant une demi-heure. L'imprégnation se fait par une solution à 2 p. 100 d'acide osmique à une température de 38-40°, elle est réalisée au bout de 4 à 5 jours.

N'ont été conservées et étudiées que les préparations très pures, sans précipité métallique.

Les imprégnations argentiques selon les méthodes de Da Fano, de Cajal, de Golgi nous ont donné des résultats positifs, mais très inférieurs à ceux que fournissent les techniques à l'osmium.

Comme autre technique générale destinée à l'étude du noyau, nous avons principalement fait appel à la méthode de Mann et à la réaction nucléaire de Feulgen. Nous avons appliqué cette dernière en suivant les prescriptions de VERNE (1927) et nous rappelons l'essentiel de la technique.

Les préparations fixées d'une manière convenable sont plongées dans trois tubes contenant de l'acide chlorhydrique normal.

1° à la température de la salle.....	1 minute
2° à 60°.....	4 à 15 minutes
3° à la température de la salle.....	1 minute

Ces opérations sont suivies d'un rinçage à l'eau distillée. Puis, on plonge les lames dans une solution de fuchsine sulfureuse obtenue en dissolvant 1 gramme de fuchsine basique dans 100 cmc. d'eau et additionnée après filtration de 20 cmc. d'H Cl normal. On lui ajoute après refroidissement 1 gramme de bisulfite de soude desséché.

Le passage dans ce liquide dure de 1/2 heure à 1 h. 30 et est suivi de trois autres de 1 à 2 minutes dans des tubes contenant du gaz sulfureux obtenu avec :

200 cmc. eau ordinaire
10 cmc. bisulfite
10 cmc. H Cl normal.

Cette dernière solution, qui a pour but d'éviter la régénération de la fuchsine, doit être renouvelée fréquemment.

Les préparations sont passées rapidement dans du vert-lumière en solution très diluée et montées, comme d'ordinaire, au baume.

PREMIÈRE PARTIE

SÉCRÉTION DE LA SOIE

I. — SÉCRÉTION DE LA SOIE CHEZ LES LÉPIDOPTÈRES

1. — Historique

La première description des glandes séricigènes des Chenilles remonte au XVII^e siècle et est due à MALPIGHI (1669).

Cette étude ne fut reprise qu'un demi-siècle plus tard par LEEUWENHOEK (1719) et par LYONET (1726) qui firent des observations anato-

miques. Celles de LYONET sont remarquables par leur précision et leur fini. C'est lui qui, le premier, décrit les glandes qui portent son nom chez la « Chenille qui ronge le bois du saule » (*Cossus cossus*).

A notre connaissance, la première recherche histologique est due à HELM (1876), qui étudie la forme et la grandeur des noyaux, décrit les tuniques et fait même allusion aux glandes de Lyonet.

Ce travail précède de peu un grand nombre de publications sur la sécrétion de la soie chez les Lépidoptères. BLANC (1887-88) signale le premier la structure fibreuse de l'intima au niveau du tube producteur. Il décrit trois substances dans la lumière du tube, qui sont de l'extérieur à l'intérieur : la mucoïdine, le grès, la fibroïne, et dont il explique ainsi la formation. Le protoplasme de la partie postérieure de la glande élaborerait des grains de sécrétion qui franchiraient l'intima pour se fusionner dans la lumière du tube et former la fibroïne. Le réservoir sécréterait le grès et le tube conducteur la mucoïdine. Deux années plus tard, en 1890, il fit paraître un autre travail sur la coloration de la soie par les aliments.

En 1890, GILSON, sans mentionner le travail de BLANC, publie un mémoire qui est resté fondamental : description précise de l'anatomie, découverte de la presse, histologie. Cet auteur avait d'abord pensé que la soie provenait de la transformation complète de la substance du cytoplasme, mais la présence d'une membrane interne lui a prouvé que le cytoplasme est séparé de la lumière de la glande. Il s'est rendu compte alors qu'une substance aussi visqueuse ne peut suinter à travers la membrane : les cellules épithéliales, d'après lui, élaboreraient une substance « séricigène » soluble, diffusible et qui se transformerait secondairement dans la cavité en une substance définitive, insoluble, la soie.

En 1891, GILSON fait l'étude de la sécrétion chez les Trichoptères, expose les travaux d'ENGELMANN et VAN LIDTH DE JEUDE qui, les premiers, observent l'appareil trachéen dans les glandes séricigènes. Il déclare n'être pas de l'avis de BLANC en ce qui concerne la production du grès, qu'il considère comme se formant simultanément avec la soie.

En 1895, HOLMGREN, sans s'occuper de la sécrétion proprement dite, apporte une très intéressante contribution à l'appareil trachéen des glandes séricigènes et en tire la notion de « trophosponge ». Nous reviendrons plus loin sur ses importants travaux.

KORSCHOLT (1896) étudie minutieusement le noyau de différents Lépidoptères. Il examine les glandes sur le vivant et décrit deux caté-

gories de granules dans le noyau : les macrosomes et les microsomes. Les macrosomes sont des corpuscules irréguliers, anguleux, tandis que les microsomes se présentent en petits grains réguliers et sphériques. La répartition des macrosomes varie avec les cellules. Ils sont reliés entre eux par de fins filaments formant une sorte de réseau. Ce réseau contiendrait dans ses mailles les microsomes, éléments constants de la cellule. KORSCHOLT pense que les macrosomes dérivent des microsomes en amas.

MEVES (1897) établit la nature exacte des macrosomes décrits par KORSCHOLT. Ils sont formés par de la pyrénine et représentent par conséquent les nucléoles.

ABDERHALDEN et H.-R. DEAN (1909) étudiant la composition chimique de la soie, se demandent si le Ver utilise les matériaux qu'il possède au moment de la confection du cocon ou s'il en fournit la formation lorsqu'il émet le fil de soie. A la suite d'analyses comparatives entre les acides aminés des glandes séricigènes et ceux du Ver entier, ils arrivent à cette conclusion que les Chenilles, au moment où elles commencent à filer, possèdent une énorme provision d'acides mono-aminés. Aucun nouvel acide aminé ne se formerait.

ABDERHALDEN et W. WEICHARDT (1909) comparant les analyses chimiques des Chenilles et des Papillons arrivent à cette même conclusion : « La Chenille au moment de la transformation en chrysalide a déjà amassé de grosses provisions de glycocolle, d'alanine et de tyrosine ».

Les travaux de MAZIARSKI (1911), bien que ne portant pas sur *Serica mori* méritent d'être cités ici, car ils concernent les glandes séricigènes de nombreux Lépidoptères. MAZIARSKI distingue trois processus dans la fonction sécrétrice suivant son intensité. Quand la sécrétion est peu active, les nucléoles émigrent du noyau dans des vacuoles protoplasmiques. A un stade plus avancé, l'élimination des nucléoles se fait dans une vacuole qui reste en communication avec le noyau. Enfin au stade de sécrétion maxima, il y a dans le noyau, la préparation du « *prosecret* ». MAZIARSKI pense que la chromatine joue un rôle et forme le grès.

TANAKA (1911) étudie l'anatomie de la glande séricigène et la répartition des trachées. Il ne trouve aucune substance représentant la mucoïdine signalée par BLANC et décrit simplement la « fibroïne » et la « séricine ». D'après lui, la fibroïne serait sécrétée par la partie postérieure du tube, tandis que la séricine serait formée par le réservoir et le tube conducteur où on la voit entourant la fibroïne.

INOUE (1912) dose minutieusement l'azote, les hydrates de carbone, les graisses dans les Vers, pupes, papillons, cocons. Il constate que la composition chimique du Ver est grandement modifiée par la production du cocon. Il déduit de ses expériences que le clivage des protéines dans le Ver est causé par l'action de quelque diastase protéolytique.

NAKAHARA (1917), chez *Pieris rapæ*, observe que souvent quelques nucléoles se tiennent contre la membrane nucléaire, tandis que, dans le cytoplasme, se trouvent beaucoup de granules. Il arrive ainsi aux conclusions suivantes : les nucléoles se multiplient par division de nucléoles préexistants et leur accroissement en quantité se fait parallèlement à celui de la glande ; avant que la glande devienne fonctionnelle, une portion des nucléoles commence à émigrer en nombre considérable du noyau dans le corps cellulaire ; la migration des nucléoles est continue pendant que la cellule est fonctionnelle ; le nombre des masses nucléolaires dans le corps cellulaire décroît après qu'une quantité de sécrétion a été déchargée par la cellule.

Entre autres critiques, il est permis de se demander ce que NAKAHARA entend par « glande non encore fonctionnelle » puisque la larve file dès sa naissance.

VERSON (1917), le grand spécialiste du Ver à soie, donne une description anatomique précise de l'appareil séricigène de *Sericaria mori* et des énigmatiques glandes de Lyonet qu'il compare sans hésitation aux glandes exuviales, dont il sera question plus loin.

COUVREUR et CLÉMENT (1919-1923) essaient d'obtenir la rétention de la soie chez des Vers et provoquent des troubles allant jusqu'à produire la mort si la rétention est suffisante.

POLICARD et PAILLOT (1925) examinent à la lumière de Wood des Vers à soie et constatent une vive fluorescence blanche ou jaune selon les niveaux considérés à partir du 4^e ou 5^e jour du cinquième âge. Ils voient une coïncidence entre l'apparition de la fibroïne fluorescente et l'apparition de la fluorescence dans le sang.

PAILLOT et NOËL (1928) ont apporté une intéressante contribution à l'étude de la sécrétion de la soie. La partie la plus originale de leur observation réside dans la sériation des stades caractérisés à la fois par des modifications du noyau et des changements du chondriome. PAILLOT et NOËL sont les premiers à avoir étudié les mitochondries de l'appareil séricigène. Ils concluent de leurs recherches que chondriome et nucléoles interviennent activement dans la production de la soie.

UVAROV (1928), dans sa revue générale du métabolisme des Insectes, note que la composition des différentes variétés de soie diffère notablement.

L'analyse chimique révèle une proportion différente des acides aminés dans la fibroïne (ABDERHALDEN 1922) et dans la séricine (ALDERS 1927).

CALUGAREANU (1930) constate que le poids de la glande continue à augmenter pendant les 24 premières heures de la filature. Par la suite, la glande ne cesse de perdre du poids. Au cours du coconnage, la glande puise donc des matériaux dans le sang, matériaux qu'elle utilise ensuite à la fabrication de la soie.

2. — Anatomie de l'appareil séricigène du Ver à soie

Il nous paraît utile, avant d'aborder la partie cytologique de nos recherches, de rappeler brièvement l'anatomie de l'appareil séricigène du Ver à soie.

Les glandes séricigènes de *Sericultura mori* (fig. 1) comprennent deux longs tubes translucides s'étendant le long du corps sous le tube digestif et se réunissant en avant en un canal unique qui aboutit à la filière par laquelle s'échappe la soie. Le système glandulaire est maintenu en place par un solide réseau trachéen.

Chaque glande paire comprend trois parties distinctes qui sont, d'arrière en avant : le tube producteur, le réservoir, le tube conducteur. Le tube producteur débute à peu près au tiers postérieur de la larve. Il est translucide et mince chez le nouveau-né. Au maximum de développement, au 5^e âge, il atteint un diamètre de 1 mm. 5 et une longueur de 15 cm. environ, et se pelotonne sur lui-même. Il occupe ainsi un volume restreint malgré sa grande longueur. Le réservoir lui fait suite. Situé dans la partie moyenne de la chenille, il se présente en U fortement renflé, atteignant 3 mm. et plus de diamètre et 5 cm. de longueur. Incolores dans le jeune âge, ses branches deviennent d'un jaune très foncé au

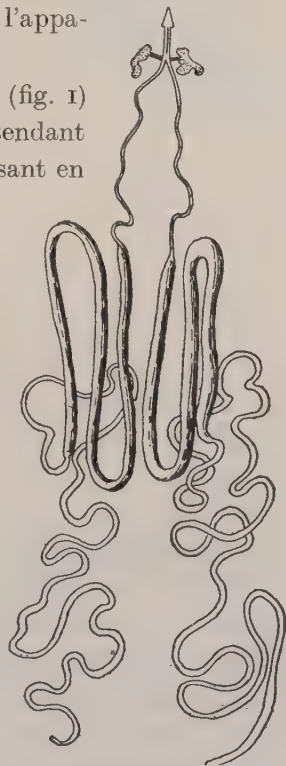


FIG. 1. Appareil séricigène du Ver à soie. Les différentes portions sont d'avant en arrière : la filière, la presse, le tube fileur impair, les glandes de Lyonet, les tubes conducteurs, le réservoir et les tubes producteurs qui se terminent en cæcum.

fur et à mesure de l'accumulation de la soie. La lumière du tube producteur et du réservoir est grande par rapport à la taille des cellules (fig. 2). Le réservoir s'amincit assez brusquement et donne le tube conducteur, blanchâtre et de petit diamètre. Il se dirige obliquement et en dedans. Les deux tubes conducteurs se rejoignent sur la ligne médiane et se fusionnent en un canal unique, le tube fileur.

A leur point de jonction se tiennent les glandes de Lyonet (fig. 1), qui y déversent leur sécrétion par l'intermédiaire de deux fins tubules. Elles

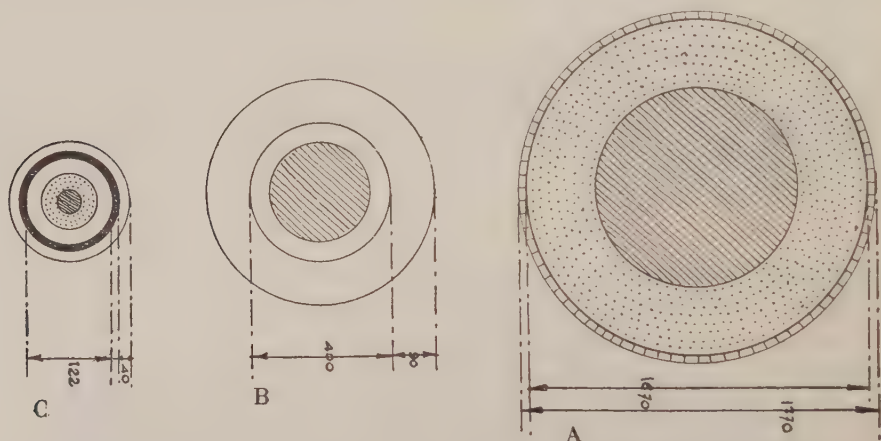


FIG. II. Sections comparées du réservoir A, du tube producteur B et du tube conducteur de soie C.

sont de petite taille; c'est FILIPPI (1850) qui, le premier, a reconnu leur nature glandulaire. Nous en reparlons au chapitre des glandes céphaliques.

Le tube fileur appelé aussi « tube excréteur » a un trajet très court; il va droit en avant et pénètre dans une canule ou filière qui sera décrite un peu plus loin. Sur son trajet, le tube fileur forme un organe spécial dénommé « presse » par HELM et minutieusement observé par GILSON. Dorsalement, le tube fileur s'invagine en une gouttière longitudinale sur laquelle s'insèrent trois paires de muscles (fig. III) qui s'attachent d'autre part à l'hypoderme.

La presse correspond au *salivarium* des Insectes non spécialisés. L'hypopharynx s'est fusionné intimement avec le labium. D'après SNODGRASS (1935) les muscles dorsaux de la presse sont les dilateurs hypopharyngiens du *salivarium*; les muscles ventraux sont ceux qui normalement existent dans le prémenton.

La presse a de multiples rôles : elle transforme les deux brins de soie cylindriques accolés en un ruban aplati et fait saillir le fil de soie selon que la larve arrête ou amorce le filage, ceci par contraction ou dilatation des muscles.

Le tube fileur se continue au delà de la presse dans le labium et pénètre dans la filière qui est une sorte de fuseau ou de navette creuse.

Les diverses parties de la glande séricigène se retrouvent très nettement à tous les âges. Il y a simplement des modifications de taille ; le volume du réservoir augmente avec le temps ; la couleur s'accroît mais la forme générale, très contournée, ne change pas.

Les glandes fileuses des Lépidoptères sont des glandes labiales annexées à la seconde paire de mâchoires. Nous reviendrons, plus tard, sur leur signification (p. 59).

3. — L'appareil trachéen des glandes séricigènes

L'appareil trachéen des Insectes a été l'objet de recherches nombreuses. En 1925, P. REMY, auquel nous empruntons diverses observations, a apporté des éclaircissements à cette question.

Les trachées des Lépidoptères sont typiques et les glandes séricigènes représentent un matériel de choix pour leur étude. Les canaux aérifères de ces glandes proviennent des 3^e et 4^e stigmates pour la partie antérieure, des 5^e, 6^e et 7^e stigmates pour la partie postérieure. Lorsqu'après dissection, on examine, soit directement dans le liquide de Ringer, soit après imprégnation au nitrate d'argent, une glande d'*Ephesia kühniella* ou une glande de *S. mori*, on constate que le canal producteur et le réservoir sont abondamment pourvus de trachées qui s'étalent à leur surface.

Depuis les premiers travaux consacrés à cette étude, on sait que les

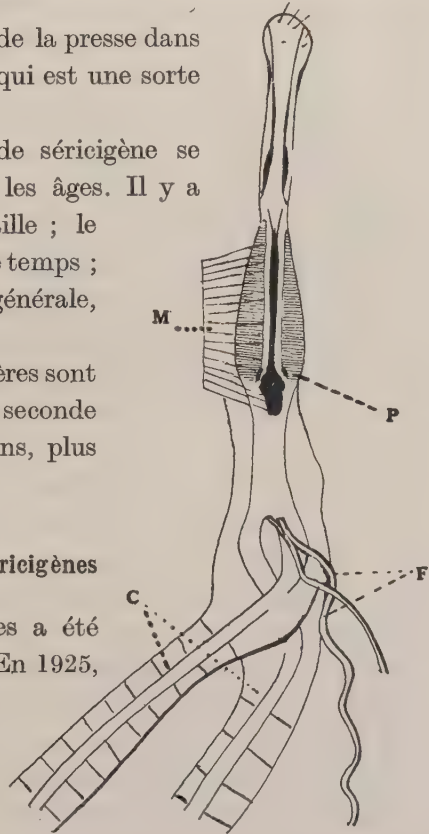


FIG. III. Partie antérieure de l'appareil fileur du Ver à soie observé sur le vivant: P, presse; C, tubes conducteurs; F, canaux évacuateurs des glandes de Lyonet; M, muscle (très grossi).

trachéoles sont intracellulaires. Seul, en 1890, WISTINGHAUSEN, étudiant précisément les glandes séricigènes des Chenilles, pense, à l'encontre de MEYER (1849), KÖLLIKER (1857), SCHULTZ (1865) et bien d'autres auteurs, que les capillaires trachéens s'anastomosent à la surface de la glande sans jamais y pénétrer. Il a été âprement combattu par HOLMGREN (1895) qui, en employant le bleu de méthylène, a mis en évidence l'arrangement des trachées, des trachéoles et des cellules trachéolaires. C'est surtout par la considération de l'appareil trachéen de la glande séricigène qu'il a fondé sa théorie du trophosponge.

L'examen direct de la glande et des coupes diversement colorées nous a permis d'observer que les troncs trachéens pénètrent à l'intérieur des cellules séricigènes, s'y subdivisent en fines ramifications également pourvues d'épaississements chitineux, qui, à leur tour, donnent naissance à des faisceaux divergents de trachéoles. A tous les niveaux, tant du réservoir que du tube producteur, nous avons obtenu des images très nettes des trachées et de leurs ultimes ramifications, les trachéoles, toujours enveloppées par des cellules trachéolaires. Nous les avons observées distribuées à l'intérieur des cellules glandulaires et souvent à proximité des noyaux propres de la glande. Ces tubes aérifères se trouvent souvent accompagnés de leur noyau, ainsi que le montrent les figures obtenues, soit avec la triple coloration de Prenant, soit avec la fuchsine d'Altman. La première méthode est excellente pour les cellules propres des trachées et des trachéoles. On observe, en effet, autour des tubes aérifères, un cytoplasme coloré en vert par le vert-lumière (alors que le cytoplasme des cellules glandulaires prend l'éosine) à l'intérieur duquel se trouve un noyau souvent allongé, muni d'un gros nucléole, quelquefois de plusieurs et renfermant toujours de nombreuses et fines granulations chromatiques. Sur les préparations où le vert-lumière n'est pas employé, on peut remarquer quand même, le long des tubes, des noyaux accolés contre la membrane trachéenne ou trachéolaire, mais le cytoplasme se discerne mal.

Les coupes examinées nous ont, en outre, permis d'observer les cellules étoilées signalées par HOLMGREN et qui ne sont autres que les cellules ultimes des trachées (fig. XIII A.). La trachée en effet, se termine en une cellule unique, abondamment ramifiée, pour passer grâce aux processus de cette dernière aux capillaires trachéolaires.

Il est fréquent d'observer un orifice correspondant à la section d'un tube aérifère, entouré d'une cellule à noyau relativement grand et à cyto-

plasme occupant une très large surface. La taille de la cellule est énorme par rapport au tube aérifère ; il s'agit d'une terminaison trachéenne, point de départ de plusieurs trachéoles. La cellule est une *cellule étoilée*.

Les échanges respiratoires ne se font pas seulement au niveau des trachéoles, mais aussi au niveau des trachées, bien que d'une façon moins active. C'est dire que les glandes séricigènes des larves de Bombyx du Mûrier sont le siège d'une oxydation énergique et il est permis de se demander si cet apport continu d'oxygène n'est pas un élément indispensable à la sécrétion de la soie.

La terminaison des trachéoles en cul-de-sac est certaine. Souvent, on peut suivre, sur toute sa longueur, une trachéole issue d'une trachée déjà visible sur la coupe et la voir se terminer en cæcum.

L'appareil trachéen intracellulaire des glandes séricigènes correspond au trophosponge de HOLMGREN (fig. XIII A). D'ailleurs, les premiers travaux de cet auteur ont porté sur les glandes fileuses des Chenilles et il fit du complexe « glandes séricigènes + appareil trachéen la pénétrant intimement » un complexe : le *trophosponge* qu'il définit comme résultant de « la pénétration d'une cellule épithéliale, nerveuse, glandulaire, par les prolongements d'autres cellules d'origine exogène ou trophocytes. » La glande séricigène répond parfaitement à cette définition, mais il est bon d'y revenir, car il semble qu'étudiant les ganglions spinaux du Lapin, HOLMGREN ait englobé sous un même nom l'appareil endoréticulaire et même le vacuome. Ceci vient de ce qu'il a interprété quelquefois des artefacts de préparation et de ce que, d'autres fois, il a confondu les trophocytes avec le réseau de Golgi qui n'atteignait cependant jamais les limites cellulaires. Mais il faut retenir que la terminaison des trachées dans les cellules séricigènes représente la conception véritable du trophosponge d'HOLMGREN qu'il a d'ailleurs souvent cité comme exemple typique (voir DUBOSCQ et GRASSÉ 1933).

Nous avons une remarque à faire sur le fil chitineux trachéen. On a coutume de dire que la spirale trachéenne des Insectes est continue. Cette constatation ne vaut pas pour le Ver à soie. L'étude des trachées nous a révélé, au moins au 5^e âge, que la spire est interrompue par endroits.

Si nous avons tant insisté sur l'appareil trachéen, c'est qu'il s'impose à l'observation, tant à l'examen direct que dans les coupes histologiques et que les larves de Lépidoptères sont un matériel exceptionnellement favorable pour son étude.

4. — Étude cytologique des glandes séricigènes

La cellule séricigène du Bombyx du Mûrier est un élément de taille variable mais toujours grand, allant de $90\ \mu$ à $105\ \mu$ d'épaisseur du tube conducteur au réservoir dans une larve du 5^e âge et qui est le siège d'une activité sécrétrice intense. Dans ce chapitre, les composants de la cellule séricigène sont minutieusement décrits.

I. — LES MEMBRANES

Les auteurs qui ont étudié les membranes étaient d'accord pour distinguer une *tunica propria*, une *basale* et une *intima*; la première, ténue, enveloppant la glande entière à la manière d'une gaine, la seconde, homogène et sans structure propre, la dernière, de beaucoup la plus complexe, formée d'épaississements circulaires ou spiralés.

Nous arrivons à des résultats différents. Les membranes de la glande de la soie ne sont que des différenciations qui appartiennent en propre aux cellules séricigènes. C'est donc une erreur de parler d'une *tunica propria*; en réalité, il ne peut s'agir que d'une membrane propre de la cellule. La « *tunica propria* » n'existe pas. Des glandes extirpées avec soin et ne présentant aucune lésion n'ont pas montré la gaine dont parle GILSON. Nous croyons donc que la glande est maintenue en place uniquement par le réseau trachéen et les lobules adipeux contre lesquels elle s'applique, et cela sans le concours d'une membrane particulière.

D'ailleurs la basale contrairement à ce qui a été décrit est résistante et hétérogène. Elle montre une couche externe épaisse, très fortement colorable, qui est séparée d'une couche très mince et moins chromatique par une faible épaisseur d'une matière homogène. C'est sur la couche la plus interne que s'attachent les épithéliofibrilles dont il est question plus loin. A ceux qui seraient tentés d'objecter que ce sont là deux tuniques différentes, la plus externe étant la « *tunica propria* » des auteurs, nous répondrons que, quels que soient les niveaux et les glandes observés, cette structure est apparue toujours très nettement et que jamais nous n'avons vu d'espace libre entre ces deux couches. De plus, si la ligne externe représentait la « *tunica propria* » des auteurs, il est bien certain qu'on y observerait de place en place des noyaux.

L'intima varie de structure selon les différentes parties de la glande séricigène. Elle a été comprise différemment par GILSON et par PAILLOT et NOËL.

Dans le tube producteur, l'intima est faite d'une série d'épaississements circulaires. A l'encontre de ce que l'on observe dans les trachées, il ne s'agit pas d'une spire qui s'enroule à la surface des cellules. Les épaississements circulaires sont à peu près parallèles les uns aux autres, mais ils sont reliés entre eux par des épaississements plus fins et souvent très obliques (fig. IV). On a l'impression qu'entre les anneaux, la cellule séricigène ne porte pas de cuticule. Il semble que le plateau cuticulaire de la cellule séricigène se limite à ces seuls épaississements circulaires et aux filaments qui les unissent. Entre eux, il n'y aurait que la membrane limitante du protoplasme. Si l'on ne craignait pas les interprétations finalistes, on pourrait dire que les épaississements maintiennent la cavité béante et qu'entre eux passe la substance sécrétée, ce qui est d'ailleurs une certitude.

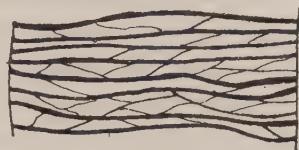


FIG. IV. *Sericaria mori*. Intima montrant ses épaississements circulaires parallèles reliés entre eux par des trabécules plus fines.

En réalité, il se peut que l'intima soit d'une structure plus complexe. Si on examine très soigneusement les coupes, on découvre, en dedans des stries, une ligne irrégulière très mince sous laquelle on observe des blocs, des grains très chromatiques. GRASSÉ et LEPERON (1934), à propos de cette structure, ont écrit : « Contre l'intima, du côté interne, s'applique une couche de substance sécrétée qui se colore en bleu pâle par le mélange de Mann ». C'est dans cette couche probablement fluide que tombent et se fondent les boules de sécrétion. Il se pourrait que cette couche ne soit pas faite de substance sécrétée, mais appartienne en propre à l'intima. Sa constance plaiderait assez en faveur de cette deuxième interprétation. Cependant le fait que les blocs de sécrétion semblent s'y dissoudre rend la première hypothèse la plus vraisemblable. D'ailleurs, à certains niveaux, on voit nettement cette couche fluide se joignant aux sécrétats situés dans la cavité. La fusion des boules de sécrétion s'observe parfois avec la plus grande netteté (voir fig. IX).

La coloration de Mallory donne des résultats encore plus nets que celle de Mann. Elle teinte en rouge vif les épaississements cuticulaires et en bleu intense la couche fluide qui s'applique contre l'intima. On voit que la substance fluide de cette couche pénètre entre les mailles du treillisage cuticulaire refoulant en quelque sorte le cytoplasme de la cellule séricigène. Il en résulte que le bord interne des cellules séricigènes a sur coupe un aspect crénelé.

Les parties en saillie correspondent aux épaissements cuticulaires, les creux à des sillons pleins de sécrétion. Les trachées se colorent en bleu violacé.

PAILLOT et NOËL ont donné une interprétation inexacte de l'intima qu'ils considèrent comme formée par du protoplasme condensé dont la partie la plus interne serait constituée par une accumulation de mitochondries. Cette manière de voir est inadmissible.

Quant aux membranes latérales propres des cellules séricigènes, elles sont radiaires, très minces, et se confondent facilement avec la fibrillation cytoplasmique. Nous avons pu les imprégner par l'azotate d'argent selon la méthode de RANVIER.

L'intima des tubes conducteur et fileur diffère beaucoup de celle du réservoir. A la partie antérieure de celui-ci, elle s'épaissit brusquement tout en restant en continuité avec la mince cuticule des cellules productrices (fig. XIII. B. et pl. I. p. 3). En coupe transversale, elle apparaît comme une cuticule épaisse et striée, mais si on l'observe sur le frais, dans une préparation *in toto*, on se rend compte que les stries ne sont pas des fibrilles, mais des lamelles placées côte à côte dans un ordre assez quelconque. Il n'y a pas formation d'anneaux comme dans l'intima du tube producteur. Ces lamelles sont prises dans une substance homogène.

Il n'est peut-être pas inutile de rapprocher cette structure de celle des plateaux striés si fréquents dans les cellules glandulaires. On peut imaginer que les fibres du plateau strié sont les homologues des lamelles de l'intima de la zone conductrice. Une telle structure cuticulaire ne paraît pas être de nature chitineuse et le fait que la glande ne participe pas à la mue corrobore jusqu'à un certain point cette manière de voir. Nous ne préjugeons nullement de la nature chitineuse de la presse placée sur le trajet du tube fileur.

L'épaisse cuticule du tube conducteur oppose une barrière infranchissable aux produits sécrétés par les cellules sous-jacentes.

II. — LE NOYAU

Le noyau des glandes séricigènes est particulièrement polymorphe. Ses aspects varient avec l'âge, de la larve nouveau-né à l'adulte, et aussi avec les différents segments de la glande, de la partie postérieure à la partie antérieure.

HELM avait remarqué que, chez les jeunes larves, les noyaux sont

sphéroïdaux, forme qui dénote la forte tension interne du nucléoplasme. Puis ils s'allongent dans le sens transversal de la glande et se compliquent en se ramifiant. Ceci n'est pas absolument exact. Nous avons fait des coupes dans des glandes de nouveau-nés; nous y observons déjà une légère lobation du noyau (pl. I, fig. 1); ajoutons que la lumière de la glande y est pleine de soie.

a) Dans la partie postérieure ou productrice, le noyau, sans que sa structure interne se modifie beaucoup, acquiert, en se déformant et en se lobant, une surface beaucoup plus considérable au fur et à mesure que la larve se développe. Chez le Ver du 5^e âge, il est compliqué, muni d'expansions qui lui donnent une apparence dendriforme; il devient énorme au point qu'on peut parler à son propos de gigantisme (voir p. 92).

A ces phases différentes, jeune ou vieux, sub-sphérique ou lobé, le noyau présente la même structure interne. Sa membrane, quoique mince, est bien visible. A l'intérieur du noyau, il y a un suc nucléaire dans lequel baignent deux sortes de granulations, observées depuis longtemps. Ce sont d'une part, des grains petits et sphériques, microsomes, de l'autre, des éléments gros et irréguliers, macrosomes.

Pour préciser leur différence de constitution, nous avons appliqué la réaction de Feulgen qui révèle électivement la chromatine. Toutefois, sa valeur a été contestée dans plusieurs cas (MARY S. GARDINER 1935, et bien d'autres auteurs).

Cette méthode nous a donné de très bons résultats; les microsomes seuls ont pris une teinte pourpre, tandis que les macrosomes se teignaient par le vert-lumière. Dès lors, nous avons pu conclure avec MEVES contre KORSCHOLT que : les macrosomes sont les nucléoles formés de pyrénine, tandis que les microsomes sont des corpuscules chromatinien.

Les nucléoles ont des aspects très variables; ils sont filamenteux, flexueux et se contournent parfois en décrivant de larges anses. Certains auteurs ont soutenu que ces nucléoles se divisaient par bipartition. Cela est vraisemblable. Nous observons, en effet, des aspects en crochets, en haltères, en tétrades, en chromosomes même, qui peuvent ressembler à des phases de division, mais nous n'avons pas suivi leur destinée sur le vivant et nous ne pouvons, *a priori*, leur attribuer une telle signification. Et ces figures si diverses (pl. I, fig. 2) ne peuvent permettre d'affirmer, comme le font VORHIES (1908) et MAZIARSKI (1911), que les nucléoles dérivent les uns des autres par divisions successives.

Sur les préparations colorées comme sur le frais, on voit, dans certains grands macrosomes, des sphérules plus réfringentes et plus colorables. Ce sont, sans doute, des nucléolins, homologues à ceux que l'on a décrits dans les taches germinatives. E. KINNEY (1926) attribue à ces grands nucléoles une signification spéciale. Elles les appelle les « *nucleoloid bodies* », les autres macrosomes étant les vrais nucléoles. Cette manière de voir ne peut être prise en considération : les gros et les petits macrosomes ont les mêmes propriétés tinctoriales. Bien que la répartition des macrosomes soit à peu près uniforme, il n'est pas rare d'observer des espaces nucléaires qui en sont dépourvus.

Quant aux microsomes, ils sont très nombreux et sphériques. Ils ne présentent jamais les formes en bâtonnets ou même en filaments que GILSON a figurés, mais se montrent quelquefois groupés en amas que KORSCHULT interprétait comme des macrosomes en formation. Cependant, aucune image ne nous a permis d'admettre un passage insensible des uns aux autres et nous considérons que microsomes et macrosomes sont des éléments indépendants (pl. I, fig. 9).

Sur la structure des microsomes, nous avons des faits nouveaux à apporter. Ces microsomes ne sont pas homogènes; dans certains d'entre eux, on aperçoit une portion un peu plus colorée que le reste de la masse. En outre, dans les préparations bien fixées (liquides osmiques), on découvre que les microsomes sont, pour la plupart, reliés les uns aux autres par de très fins tractus que l'on ne voit qu'aux plus forts grossissements (pl. I, fig. 9). Il est possible que tous les microsomes soient unis par de tels tractus, mais nos préparations sont insuffisantes pour le démontrer.

Sur l'interprétation de semblables structures, nous serons des plus réservée. Il est indéniable qu'elles se réfèrent aux images publiées récemment par HOLLANDE (1935). Les filaments correspondent-ils aux réseaux de linine des auteurs comme le pense HOLLANDE. Nous ne pouvons pas nous permettre de conclure catégoriquement dans ce sens.

b) Les noyaux du réservoir se montrent, eux aussi, très dendriformes et leur constitution interne reste absolument la même.

c) Les noyaux de la partie conductrice sont rarement ramifiés et ils affectent le plus souvent une forme ovulaire, quelquefois sphérique et conservent des contours toujours nets. Macrosomes et microsomes s'y retrouvent, mais les premiers y sont moins nombreux et de formes moins diverses que dans les noyaux du réservoir et du tube producteur. Ils se

présentent parfois recourbés et en bâtonnets, mais jamais en anses plus ou moins relâchées.

Les noyaux du tube fileur ont une structure tout autre. Ils ne paraissent contenir que des microsomes. Bien entendu, ils sont de proportion modeste comparés aux noyaux précédemment décrits (pl. I, fig. 3).

III. — LE CYTOPLASME

Examiné *in vivo*, le cytoplasme a un aspect vitreux. Il renferme de nombreuses inclusions plus ou moins réfringentes. De la basale à l'intima sont alignées des fibrilles extrêmement fines à disposition toujours rayonnante, dont les faisceaux contournent le noyau. Il est très remarquable qu'un élément aussi net et aussi constant de cette cellule séricigène ait échappé à des observateurs comme PAILLOT et NOËL, qui ont pu écrire que « le cytoplasme est découpé en une série de lamelles plus ou moins parallèles les unes aux autres ». Cette structure en lamelles n'existe pas. L'aspect observé par PAILLOT et NOËL vient vraisemblablement de l'insuffisance de leurs fixations qui ne leur permettaient pas de démontrer les fibrilles. Nous ne dirons rien ici sur l'origine ni la fonction de ces organites (voir p. 81).

En lumière naturelle, on découvre des sphérules hyalines inférieures ou sensiblement égales à 1 μ . Elles sont répandues uniformément dans la cellule et peut-être plus nombreuses dans la partie productrice que dans les autres.

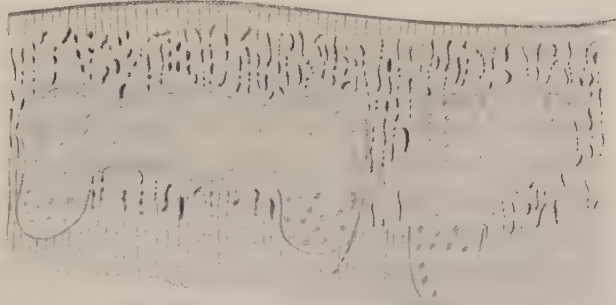


FIG. v. *Sericaria mori*. Cellules séricigènes colorées vitalement au vert-Janus. Mitochondries filamenteuses mais surtout granuleuses.

L'aspect de ces corpuscules étant, au point de vue de la réfringence, celui des gouttelettes grasses, nous avons essayé de réaliser la détection des lipoïdes, soit par l'acide osmique, soit par la méthode de CIACCO. Ce fut en vain; nous n'avons obtenu aucun résultat positif.

Aucune technique n'a coloré ces corpuscules dont nous avons pu montrer qu'ils ne sont ni des mitochondries, ni des vacuoles.

A. MITOCHONDRIES. — L'immersion de la glande, prélevée sur l'animal vivant, dans une solution isotonique de vert-Janus au 1/10.000 pendant

10 minutes, à l'air, a montré avec une grande netteté des éléments de couleur verte. Ce sont les mitochondries orientées parallèlement aux fibrilles et quelquefois appliquées sur elles. Ces granules sont surtout abondants dans la zone basale (fig. v).

Dans le tube conducteur, les mitochondries sont très nombreuses en petits granules uniformément répartis.

Plus tard, le vert-Janus fait apparaître des vacuoles dans lesquelles se précipite le colorant (demi-lunes, granules) qui reste toujours d'un vert foncé. Nous nous sommes tout d'abord demandée si ces vacuoles ne correspondaient pas à la sécrétion mais, étant donné leurs formes sphériques régulières, nous ne le pensons pas et inclinons à y voir des néoformations. Il est d'autant moins probable que ces sphérules représentent la sécrétion que, dans la cellule productrice, elles peuvent manquer complètement.

Une imprégnation à l'osmium nous a permis d'observer encore des mitochondries granuleuses. Une observation comparée de l'imprégnation et de la coloration vitale ne nous permet pas de dire en toute certitude si les grains démontrés dans l'un et l'autre cas se correspondent.

Dans le matériel fixé au liquide de KOLATSCHIEFF modifié selon HIRSCHLER, nous avons souvent observé, après la coloration à l'hématoxyline ou à la fuchsine acide d'Altmann, le chondriome sous forme de filaments fins, légèrement renflés aux extrémités, placés entre les fibrilles protoplasmiques à la manière des granules prenant le vert-Janus. La méthode de Benda a confirmé pleinement ces résultats (pl. I, fig. 4). Nous croyons pouvoir affirmer que les granulations qui prenaient le vert-Janus n'étaient autres que les renflements des extrémités des chondriosomes filamenteux d'autant plus que nous n'avons obtenu que peu de formes filamenteuses avec le vert-Janus. A noter que la soie, à sa périphérie, dans la cavité de la glande a été colorée parfois par le vert-Janus.

B. VACUOLES. — Des Vers à soie ont été nourris avec des feuilles de Mûrier trempées dans du rouge neutre fortement dilué, puis séchées. Après 24 heures de nourriture, la glande a été prélevée et immédiatement examinée dans le liquide de Ringer.

Nous avons fait les observations suivantes : la partie postérieure des glandes n'a pas pris le rouge neutre ou très peu. La partie antérieure du réservoir est colorée légèrement et d'une manière diffuse. Sur cette légère teinte rose uniforme se détachent des granules très petits et régulièrement répartis, d'un rouge cerise. Dans les cellules du tube conduc-

teur, le rouge neutre colore des corpuscules de taille variée, d'un rose vif (fig. VI), de forme sphérique, mais aussi parfois ovoïde et quelquefois même en bacille. Ces corpuscules peuvent avoir de 2 à 3 μ à moins d'un μ . Nous n'avons pas l'impression qu'il y ait de différences entre petits et gros granules, car il est possible de passer d'un extrême à l'autre par une série d'intermédiaires. Les blocs les plus gros se tiennent généralement dans la partie moyenne du corps cellulaire. La

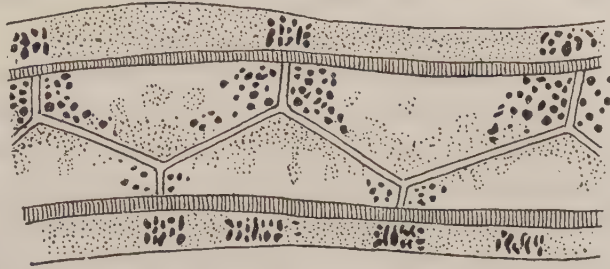


FIG. VI. *Sericaria mori*. Tube conducteur coloré vitalement au rouge neutre.

zone externe de la cellule est la moins colorée; les petits grains rouges y sont à peu près uniformément répartis; on y découvre aussi des corps de forme irrégulière, isolés quelquefois, mais le plus souvent groupés. Quelques-uns dépassent 3 et 4 μ . La teinte de ces amas tire sur le rouge-orangé. Il y a encore de nombreuses sphérules qui restent incolores et réfringentes.

Nous avons voulu savoir si les vacuoles qui prenaient naissance après un certain temps d'immersion dans le vert-Janus correspondaient aux vacuoles de la glande. Pour cela, nous avons superposé sur une lame un frottis de vert-Janus et un frottis de rouge neutre. Puis, nous avons observé une glande portée sur cette lame et immergée dans le Ringer.

Nous avons pu nous rendre compte que les vacuoles sont colorées, tantôt par le vert-Janus, tantôt par le rouge neutre, avec dépôt de colorant sur les bords. Dans chaque cellule, quelques grandes vacuoles sont colorées au rouge neutre. Au bout d'un certain temps, la substitution du vert au rouge se fait dans la plupart des cas. DANGEARD a déjà observé et signalé que le vacuome est parfois colorable par le vert-Janus. Nos remarques viennent à l'appui de cette observation.

Nous retrouvons encore les sphérules réfringentes et incolores que nous avons vues dans tous les examens sur le vivant.

C. VÉSICULES OSMIOPHILES OU CORPS DE GOLGI. — Par l'osmium, nous avons imprégné électivement de nombreuses vésicules situées entre les traînées de sécrétion. Leurs dimensions sont de l'ordre de un μ à un μ et demi. Leur structure est tout à fait celle d'un dictyosome : une

gouttelette de substance chromophobe grisâtre dans les préparations, coiffée d'une calotte chromophile noire.

Ces vésicules sont plus ou moins nombreuses selon les régions considérées de la glande. Petites et densément réparties dans la zone productrice (pl. I, fig. 5), leur taille augmente progressivement dans le réservoir et le tube conducteur, tandis que leur abondance diminue légèrement.

Les vésicules osmiophiles, principalement dans le tube conducteur, sont à peu près uniformément répandues sur toute la hauteur de la cellule (pl. I, fig. 6). Parfois, vers la basale ou à quelque distance de celle-ci, elles sont moins nombreuses. Le maximum de densité est au pôle interne de la cellule. Si l'examen porte sur des coupes suffisamment minces, on a assez nettement l'impression que les vésicules affectent une disposition radiaire qui, comme pour les mitochondries, est en rapport avec les épithéliofibrilles.

Leur forme est loin d'être toujours la même. Bien entendu, c'est la forme en vésicule qui domine mais on découvre encore des formes allongées avec substance chromophile plus ou moins tordue et aussi des formes en navicules; parfois, et cet aspect n'est pas rare, on observe une gouttelette de substance chromophobe portant à 1 ou à 2 pôles un grain de substance chromophile. Quelques aspects étirés correspondent peut-être à des stades de division; sans doute est-il difficile de l'affirmer mais cependant notre impression est qu'il s'agit d'une dictyocinèse.

Dans les préparations bien pures, les vésicules sont imprégnées à l'exclusion de toute autre enclave. Les imprégnations argentiques en fournissent des images moins fines; ainsi la méthode de da Fano, qui les met en évidence avec une certaine sélectivité, les montre plus volumineuses à cause du dépôt surabondant de métal réduit qui se produit à leur contact. La Teigne de la farine (*Ephestia kühniella*) dont nous reparlons plus loin, renferme dans ses cellules séricigènes des vésicules osmiophiles plus grosses et moins régulières de forme que celles du Ver à soie. Elles ressemblent aux corps de Golgi des cellules nerveuses de certains Invertébrés (Annélides, Crustacés) et de quelques Vertébrés (embryon de Poulet, cellules spinales du Chat et du Lapin).

Nous inclinons donc à voir dans les vésicules osmiophiles des cellules séricigènes un appareil de Golgi dispersé. Il est remarquable par le grand nombre, la petitesse et la difficile imprégnation de ses éléments. Cette «pulvérisation» des corps de Golgi paraît propre à certaines cellules glandulaires. Nos images ressemblent à celles que BEAMS et ses collaborateurs

donnent de la glande séricigène de la Phrygane (*Platyphylax*)¹. Nous en reparlerons d'ailleurs dans le chapitre des Trichoptères.

Inutile de dire que les vésicules osmiophiles, tout comme de vrais corps de Golgi, ne se colorent pas par le rouge neutre. Vraisemblablement, elles correspondent aux plus petites sphérules réfringentes observées sur le vivant, mais il est difficile d'en donner la preuve.

D. ENCLAVES DE SÉCRÉTION. — La cellule séricigène, bien que produisant des quantités considérables de soie, ne montre ni boules, ni blocs de sécrétion bien délimités. La substance qu'élabore la cellule forme dans le cytoplasme des traînées plus ou moins canalisées par les épithéliofibrilles et différentes des boules ou blocs de sécrétion que l'on décrit habituellement dans les cellules glandulaires. Ces traînées parfois considérables, orientées radiairement, sont à peine plus réfringentes que le cytoplasme. Souvent, elles sont plus abondantes dans les zones périnucléaires que partout ailleurs. Ainsi, on les voit souvent accumulées dans les anses profondes que forment les lobes nucléaires. Après coloration, les traînées de substance sécrétée s'avèrent assez chromatiques, aspect gris sale par la coloration à l'hématoxyline ferrique. Cette chromatocité s'observe principalement dans les deux tiers inférieurs de la cellule; elle s'efface au voisinage de l'intima.

Nous nous sommes posée la question de savoir si ces traînées représentent la sécrétion isolée ou la sécrétion mélangée au hyaloplasme. Certaines images, en effet, donnent l'impression que la quasi-totalité du cytoplasme est envahie par les traînées sidérophiles. Nous avons eu, à différentes reprises, l'impression que la sécrétion élaborée par la cellule est réellement diffuse dans celle-ci et ainsi s'expliquerait cette absence fort remarquable de boules, de blocs de sécrétion, comme on en observe, au contraire, dans une glande à mucus, dans une cellule intestinale.

On observe vers la basale des cellules productrices des grains qui se colorent comme la sécrétion. Peut-être représentent-ils une sécrétion morcelée ?

En résumé, sur le vivant, le cytoplasme a un aspect très vitreux dans la partie productrice et le réservoir. Il devient plus transparent dans la partie conductrice. A tous les niveaux, le cytoplasme est traversé par des

1. E. KINNEY (1926) a appliqué à la glande séricigène du Lépidoptère *Hyphantria cunea*, les techniques de l'appareil de Golgi. Elle a imprégné de nombreux granules qui semblent bien être des précipités et n'ont aucun rapport avec les vésicules osmiophiles.

épithéliofibrilles radiaires. Il contient des mitochondries, des vésicules osmiophiles et aussi des vacuoles colorables par le rouge neutre, de position et de dimensions variables. Enfin, la substance sécrétée s'étale en quelque sorte dans la cellule où elle forme des trainées plus chromatiques, plus colorables que le hyaloplasme ambiant.

Aucune technique ne nous a permis de démasquer des lipoides.

5. — La sécrétion de la soie

La cellule séricigène sécrète dès l'éclosion du Ver. A ce propos, nous croyons juste de faire remarquer, dès maintenant, qu'il n'y a pas de relation à établir entre sécrétion et alimentation, puisqu'à l'éclosion il y a déjà émission de fils de soie et que le Ver n'a eu pour toute nourriture que du vitellus. Les questions qui se posent pour cette sécrétion et qui constitueront les grandes lignes de notre plan, sont les suivantes :

1° L'origine de la soie ; 2° le passage de la soie du corps cellulaire dans la lumière du tube ; 3° les états de la soie dans la cavité de la glande.

Avant d'aborder le problème de l'origine de la soie, nous jugeons utile d'exposer l'état des connaissances actuelles sur la composition chimique de la soie du Bombyx du Mûrier.

Le brin de soie grège, provenant du dévidage du cocon est double et d'une épaisseur oscillant entre 15 et 20 μ ; il est formé de deux parties : au centre, la fibroïne, à l'extérieur, le grès encore appelé séricine, dans les proportions respectives de 75-80 p. 100 pour 25-20 p. 100.

C'est ROARD (1802), qui en fit la première analyse. STAEDLER (1859), CRAMER (1865), SCHUTZENBERGER et BOURGEOIS (1874) pour n'en nommer que quelques-uns, apportèrent à cette question leur contribution. C'est en 1888, que M.-P. RICHARD démontra dans la soie, la présence du groupe amidogène.

En 1901, FISCHER et SKITA donnèrent, pour 100 parties de fibroïne, les proportions suivantes :

10 parties de	<i>l</i> - tyrosine
21 —	de <i>d</i> - alanine
36 —	de <i>d</i> - glycolle
1 à 1,5 —	de phénylalanine
2,6 —	de séricine
1 —	d'arginine

En 1922, ABDERHALDEN arrive aux résultats suivants : 100 grammes de fibroïne contiennent :

Arginine.....	0 gr. 6	} 86,4 le reste étant dû aux pertes
Lysine.....	0 gr. 85	
Histidine.....	0 gr. 75	
Glycocolle.....	40 gr. 5	
<i>d</i> - alanine.....	25 grammes	
<i>l</i> - leucine.....	2 gr. 5	
Phénylalanine.....	1 gr. 5	
<i>l</i> - sérine.....	1 gr. 8	
<i>l</i> - proline.....	1 gramme	
<i>l</i> - tyrosine.....	11 grammes	

La fibroïne a des propriétés spéciales. Elle est insoluble dans l'eau bouillante, l'alcool, l'éther, l'acide acétique, l'ammoniaque, les bases concentrées et chaudes. Elle est soluble dans les acides concentrés, le chlorure de zinc et la liqueur de Schweizer.

La séricine ou grès a été analysée par ALDERS, en 1927. Il a trouvé pour 100 parties :

Cendres.....	3,90
N total.....	15,90
N amidé.....	1,68
N de précipité magnésien.....	0,12
N des bases.....	1,51
N monoaminé.....	12,59
Tryptophane.....	1,02
Tyrosine.....	6,89
Cystine.....	1,04
Arginine.....	5,14
Lysine.....	1,00

Les propriétés de ce grès, bien différentes de celles de la fibroïne sont, pour les plus importantes, la solubilité dans l'eau bouillante, dans le chlorure de zinc, dans les bases étendues.

I. — L'ORIGINE DE LA SOIE

Il est indéniable que le cytoplasme des cellules séricigènes du tube producteur et du réservoir contient comme nous l'avons dit, une substance qui se présente en traînées diffuses prenant plus ou moins l'hématoxyline. C'est ce que GILSON (1890) remarque. Mais il pense que

l'élaboration de la soie se fait dans le noyau et dans le cytoplasme, car il observe dans l'un et dans l'autre des enclaves. Cette soie accumulée sous forme visible dans le noyau n'a jamais été observée depuis. Mais GILSON n'avait vu que très incomplètement la structure du noyau, puisqu'il n'avait pu déceler les nucléoles.

a) ORIGINE NUCLÉAIRE. — MAZIARSKI (1911), NAKAHARA (1917),

PAILLOT et NOËL (1928) estiment que la sécrétion de la soie est avant tout d'origine nucléaire.

Pour MAZIARSKI, les nucléoles et les grains chromatiques, selon l'intensité de la sécrétion, aboutissent à des vacuoles intranucléaires ou intraprotoplasmiques.

Ces vacuoles n'existent pas. Elles correspondent à des artefacts dus à la fixation. De même, jamais les grains de chromatine ne disparaissent du noyau qui, dit MAZIARSKI, « s'ouvre parfois largement dans le cytoplasme », ce que nous avons essayé, mais en vain, de constater.

NAKAHARA observe pendant toute l'activité fonctionnelle, l'émigration continue des nucléoles dans le cytoplasme.

b) ORIGINE NUCLÉAIRE ET MITOCHONDRIALE. — PAILLOT et NOËL, outre l'intervention des



FIG. VII. *Sericaria mori* au 4^e âge. Tube producteur avec noyaux polymorphes et traînées de sécrétion (Fix. : Picro-chromo-acétique; Hématox. Prenant $\times 500$).

nucléoles, voient une participation active des mitochondries.

c) LES FAITS. — Nous avons étudié le problème sans aucun parti pris. Des coupes transversales faites dans les parties productrices de la glande, dans des Vers à soie des 3^e, 4^e et 5^e âges, présentent des noyaux énormes et très ramifiés, ayant à l'intérieur, des nucléoles très nombreux, polymorphes, et montrant les aspects les plus curieux, et des microsomes granuleux toujours régulièrement dis-

posés. Le cytoplasme est bourré de traînées de sécrétion, dont certaines sont accolées au noyau. Vers la basale, on distingue de nombreux petits grains.

Dans la zone moyenne, les traînées de sécrétion atteignent de grandes dimensions et sont alignées radiairement. Puis, à mesure que l'on s'approche de l'intima, la sécrétion semble se résoudre en une substance plus ou moins fluide, disposée régulièrement depuis le pôle basal des noyaux jusqu'à l'intima (fig. VI et VIII). Ces aspects se sont toujours présentés de la même manière, mais il faut les interpréter.

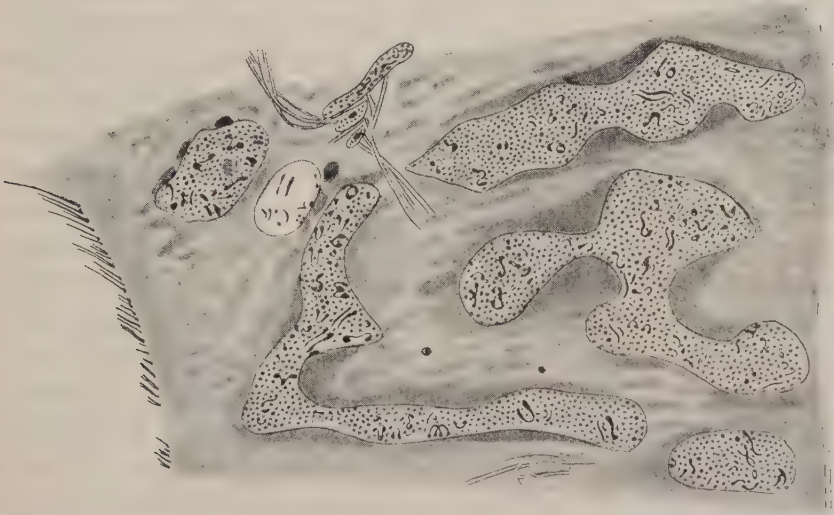


FIG. VIII. *Sericaria mori* du 3^e âge. Tube producteur. Noyaux avec macrosomes polymorphes (Fix. osmique; H. ferrique $\times 950$).

Nous rejetons tout de suite la théorie mitochondriale. Peut-être les mitochondries jouent-elles un rôle indirect dans la sécrétion, mais elles restent certainement étrangères à l'élaboration même de la soie, car nous remarquons que le chondriome conserve un aspect stable, durant tout le processus sécrétoire.

Les mitochondries nous ont paru moins nombreuses dans le tube producteur et le réservoir que dans le tube conducteur. Il faudrait alors admettre que les mitochondries se sont transformées en produit de sécrétion, ce que nous ne croyons pas puisque les figures montrent toujours le chondriome sous le même aspect granuleux ou filamenteux.

Ce qui frappe dans l'observation des glandes aux niveaux producteurs, c'est la taille considérable des noyaux qui tendent véritablement à

devenir géants. On ne peut pas ne pas remarquer l'importance prise par les nucléoles si divers dans leur forme. Aussi, on comprend sans peine l'opinion de nombreux cytologistes qui voient dans la soie un produit de l'activité nucléolaire.

La question se pose de savoir si les nucléoles sortent ou non du noyau. C'est une théorie tentante et plausible que celle qui consiste à conclure à l'émigration des nucléoles se transformant par la suite en matériel de sécrétion. Beaucoup moins heureux que NAKAHARA, qui observe d'une manière continue la sortie des nucléoles, nous ne sommes même pas capable d'affirmer que cette sortie a réellement lieu. Certainement, on n'a que l'embarras du choix pour découvrir l'expulsion des nucléoles si on n'apporte pas quelque esprit critique à l'analyse des images. Le rasoir, même sur les coupes épaisses, provoque des déplacements du contenu nucléaire. Qui ne connaît les arrachements de chromosomes ? La fixation aussi apporte un élément de trouble et, fréquemment, on observe que toutes les parties d'une même cellule ne sont pas également bien fixées. Les colorants d'ailleurs ne teignent pas avec la même intensité tous les secteurs de la cellule et il arrive que, dans certains noyaux d'éléments non glandulaires dont l'intégrité est totale, on ne suit pas parfaitement la membrane nucléaire sur toute sa périphérie. Les cas d'événtrations nucléaires ont été très rarement signalés; nous connaissons, il est vrai, l'éclatement des vésicules germinatives au moment des mitoses de maturation, mais ce phénomène n'a rien de commun avec la sécrétion de la soie.

M. ARON (1928) décrit une sécrétion d'origine nucléaire dans le canal de Wolff fonctionnant comme un canal déférent pendant l'activité sexuelle des Urodèles. Ayant observé à l'intérieur du noyau des corpuscules ayant les réactions des nucléoles, il écrit : « des granulations de réactions identiques apparaissent dans le protoplasme au voisinage du noyau, d'où elles sont manifestement issues ».

De même, une observation due à PRENANT (1897) doit être prise en grande considération. Les noyaux de certaines cellules des cæcums hépatiques des Cloportes seraient largement ouverts vers le pôle basal des cellules.

Enfin, parmi les Protozoaires, DOGIEL a décrit chez la Grégarine *Callintrochlamys phronimæ* un noyau portant des prolongements rayonnants tubulaires et ouverts, par lesquels le rejet de matière nucléolaire dans le cytoplasme serait possible (1910).

Ainsi, nous ne rejetons pas *a priori* l'idée du passage possible des nucléoles à l'état figuré dans le cytoplasme. Des figures telles que celles obtenues avec les Psychées montrent combien il faut se garder de conclure trop vite à des ruptures de noyau (fig. IX); mais, chaque fois que nous avons cru les observer, l'étude soignée nous a révélé que ces aspects étaient dûs à quelque artefact.

Il se pourrait aussi que le rejet nucléolaire ne s'effectuât qu'à un moment bien déterminé de la vie cellulaire. C'est à cette opinion que se rallient PAILLOT et NOËL. Nous ne le pensons pas, car, dans nos coupes, nous avons observé des cellules pleines de sécrétion et d'autres qui

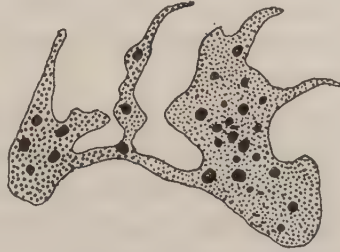


FIG. IX. *Acantho psyche atra*. Noyau finement lobé. Nucléoles hétérogènes; Microsomes nombreux (Flx. : Benoit, Hématox. Prenant $\times 1000$).

en sont presque exemptes. Or, dans les unes comme dans les autres, nous avons pu reconnaître les limites nucléaires. Sans doute, nous avons bien vu, comme nous l'écrivions précédemment, des lobes nucléaires à membrane floue, mais nous ne nous sommes jamais cru autorisée sur cette simple constatation, à affirmer l'existence du rejet nucléolaire. Aussi les observations de PAILLOT et NOËL appellent-elles une critique. Ces auteurs n'utilisent qu'une méthode dont la spécificité à l'égard de la chromatine et de la pyrénine est nulle : la fuchsine d'Altmann. Cette technique est propre, après certaines fixations, à mettre en évidence le chondriome, mais ne peut guère servir à analyser le noyau et ses dérivés.

Ni la technique de Feulgen, ni celle de Mann, qui colore en bleu la chromatine et en pourpre la pyrénine, ne nous ont montré le passage des nucléoles du noyau dans le cytoplasme. De plus, nous n'avons jamais observé, en ayant recours à cette dernière méthode, un seul nucléole dans le cytoplasme, pas même aux alentours du noyau.

Le gigantisme des noyaux des cellules séricigènes surtout visible chez *Sericaria mori* (jusqu'à $350\ \mu$) fait penser aux vésicules germinatives ou noyaux des œufs. Dans les deux noyaux, il y a surproduction de nucléoles. Mais, tandis que dans la vésicule, la masse de chromatine reste inchangée (chromosomes au stade pseudo-strepsitène), dans les noyaux séricigènes, il y a augmentation du nombre de microsomes et partant de chromatine. Le gigantisme nucléaire traduit dans les deux cas, vraisemblablement, une augmentation de l'activité métabolique de la cellule, en rapport avec une excitation fonctionnelle.

Rappelons à ce propos que beaucoup d'auteurs font jouer un rôle aux nucléoles dans la production du vitellus. Mais là encore, la démonstration rigoureuse du rejet des nucléoles dans le cytoplasme n'a pas été fournie. En réalité, tous les noyaux séricigènes paraissent bien limités. Quelquefois un lobe nucléaire semble avoir une membrane évanescence mais un changement de la mise au point microscopique la fait apparaître intacte.

Nous arrivons donc à cette conclusion que les nucléoles ne passent pas du noyau dans le cytoplasme à l'état figuré.

Ce n'est pas une raison suffisante pour qu'ils ne jouent aucun rôle. Leur multiplicité, leurs aspects si variés et, d'autre part, les traînées de sécrétion appliquées contre le noyau concourent à nous faire croire qu'ils interviennent.

Nous en sommes réduite à admettre que le noyau rejette dans le cytoplasme des éléments non figurés qui filtrent ou suintent à travers sa membrane. Ceci n'est qu'une hypothèse, mais une hypothèse vers laquelle l'observation des figures des glandes de Lépidoptères amène normalement. Cependant, il nous semble utile de dire, dès maintenant, que les images observées dans les autres organes producteurs de soie (*Hydrophile*, *Embia*, *Fourmi*) ne montrent pas une augmentation sensible de la masse nucléolaire.

Un autre élément semble intervenir encore sous la forme des vésicules osmiophiles déjà citées. En effet, autour du noyau et principalement du côté de la basale, se trouvent des vésicules nombreuses. Aucun des auteurs s'étant occupés de la sécrétion de la soie n'a signalé les vésicules osmiophiles. Nous inclinons à voir en elles des éléments jouant un rôle actif, mais non direct dans la sécrétion, car ainsi que nous le dirons plus loin, elles se modifient pendant la filature du cocon.

Les vésicules ou corps de Golgi ne correspondent point aux mitochondries de PAILLOT et NOËL. La preuve en est donnée par les images différentes que nous obtenons toujours par les méthodes spécifiques des uns et des autres. En tout cas, ces vésicules ne sont nullement assimilables à des corps nucléolaires, tant par la forme que par la coloration (les nucléoles ne s'imprègnent jamais comme les vésicules). Notons d'ailleurs qu'elles se rencontrent au voisinage de noyaux dont les membranes sont parfaitement continues. Dans la zone moyenne de la cellule, elles sont situées entre les fibrilles protoplasmiques, parmi les énormes traînées de sécrétion.

Il se pourrait, et c'est une interprétation bien tentante, que certaines grosses vésicules imprégnées par l'osmium représentassent une prosécrétion.

On ne saurait trop insister sur le fait que les masses de sécrétion continuent à s'accroître, en plein au sein du cytoplasme, sans être en rapport ni avec les mitochondries, ni avec les vésicules osmiophiles.

Dans le tube conducteur, le cytoplasme de la région basale est libre en grande partie de sécrétion, laquelle est visible sous forme de petites enclaves tassées sous l'épaisse intima qui, n'étant pas perforée, ne les laisse pas passer (fig. XIII. B). Les noyaux, rarement polymorphes, renferment des nucléoles bien visibles encore, mais moins nombreux surtout et en majorité sphériques. Mitochondries et vésicules osmiophiles sont toujours nombreuses et non modifiées.

Nous ne tirerons une conclusion définitive des faits rapportés ici qu'après avoir examiné les glandes des Vers à soie, qui ayant commencé leur cocon se sont débarrassés d'une partie de leur sécrétion et de ceux qui, ayant été cautérisés, n'ont pu l'évacuer.

II. — PASSAGE DE LA SOIE DU CORPS CELLULAIRE DANS LA LUMIÈRE DE LA GLANDE

Nous pouvons, tout d'abord, affirmer que la soie ne passe directement de la cellule séricigène dans la lumière de la glande qu'aux niveaux du tube producteur et du réservoir. Dans les tubes conducteur et fleur, la sécrétion reste amassée derrière l'intima.

La substance sécrétée est orientée du fait même de la présence des tonofibrilles. Nous venons de voir que, dans la zone comprise entre la partie apicale des noyaux et l'intima, les traînées de sécrétion se transforment en une substance homogène et fluide. On comprendrait difficilement la sortie de ce produit d'élaboration si l'intima n'était, en somme, une sorte de treillis d'épaississements cuticulaires permettant le passage par suintement de la soie à travers ses mailles. Sous la pression des « sécrétats » accumulés, la substance visqueuse traverse l'intima par petites masses qui se fusionnent (fig. VII et pl. I, fig. 4) et se dissolvent dans la lame fluide déjà décrite (p. 17), qui n'a pas les affinités tinctoriales de la fibroïne.

Sur les coupes colorées par la méthode de Mallory, la sécrétion contenue

dans la cellule prend la fuchsine, tandis que la substance rejetée dans la lumière du tube a une vive affinité pour le bleu de méthyle. Cette différence de colorabilité témoigne que la soie subit une modification à l'intérieur de la lumière du tube.

III. — ÉTAT DE LA SOIE DANS LA CAVITÉ DE LA GLANDE

BLANC, GILSON, TANAKA avaient observé que la soie était formée de l'accumulation de couches différentes. Mais, tandis que GILSON croyait leur production simultanée, et dans le tube producteur et dans le réservoir, BLANC et TANAKA admettaient, au contraire, qu'elles ne s'élaboraient pas au même niveau.

Nous rejetons tout de suite l'hypothèse de BLANC. Le tube conducteur ne sécrète pas la « mucoïdine » pour la simple raison que le produit qu'il élabore n'est jamais éliminé, donc ne peut faire corps avec la soie émise par le Ver. Il se pourrait que cet auteur ait pris pour une couche appartenant au brin de soie, l'intima chitineuse épaisse et continue du tube conducteur.

Nous ne sommes pas davantage de l'avis de GILSON. L'étude de nos préparations nous montre, en effet, que le contenu du tube producteur se colore uniformément, par exemple, avec le vert-lumière dont il est très avide. Nous pensons qu'il s'agit réellement d'une seule substance. Un doute subsiste du fait qu'à la périphérie, la substance sécrétée se creuse parfois de vacuoles dues, sans doute, au manque de cohésion des dernières émissions soyeuses. Le contenu du tube producteur, à notre avis, serait exclusivement fait de fibroïne.

Dans le réservoir, s'observent deux couches concentriques nettes : au centre, la fibroïne qui garde les mêmes affinités tinctoriales que dans la zone productrice, bordée, d'une couche acidophile qui est le grès. Ce grès, lui-même, est très souvent vacuolisé.

La lumière du tube conducteur présente le brin de soie avec ses deux zones nettement individualisées.

Enfin, les deux fils de soie après avoir subi un accollement sous l'action de la presse, sont dévidés par la filière.

6. — Appareil séricigène chez quelques autres Lépidoptères

Les analogies existant entre *Sericaria mori* et les Lépidoptères que nous étudions ici, nous incitent à être brève en ce qui concerne ces derniers.

Nous avons disséqué les glandes de plusieurs autres Chenilles, à savoir : *Ephestia kühniella*, *Galleria melonella*, *Cossus cossus* (L.), *Thaumetopoea pityocampa* (Schiff.), *Saturnia pyri* (Schiff.), *Acanthopsyche atra* (L.), *Arctia caja* (L.), *Vanessa cardui* (L.).

L'importance de l'appareil séricigène est infiniment variable. Alors que *Saturnia pyri* et *Cossus cossus* ont un réservoir en anses élargies, hypertrophiées, *Ephestia kühniella*, *Acanthopsyche atra*, *Thaumetopoea pityocampa* ont un réservoir moins nettement individualisé. On y observe un léger renflement entre la partie postérieure de la glande et celle tout à fait antérieure qui pénètre dans la tête.

La partie productrice, la partie conductrice, les glandes de Lyonet, la presse et la filière sont des éléments constants dans les Lépidoptères que nous étudions ici.

D'une façon générale, l'appareil trachéen a une importance beaucoup moins considérable que chez le Bombyx du Mûrier. De nombreuses trachées circulent le long des glandes, mais à l'examen approfondi quelques-unes seulement pénètrent, rares, dispersées, Le cas le plus fréquent est leur accollement contre la basale.

Nous n'avons pas grand'chose à ajouter concernant les membranes; aucune *tunica propria* visible, basale à double épaisseur, ondulée chez *Thaumetopoea pityocampa*, intima chitineuse. Cette dernière cependant a retenu notre attention. Dans le tube conducteur, elle est toujours épaissie et ne permet pas l'écoulement du produit élaboré. Elle a une structure plus ou moins complexe dans le tube producteur. Tandis que chez *Saturnia pyri* et *Cossus cossus*, l'intima présente une structure serrée, un treillissage aussi anastomosé que chez *Sericaria mori*, elle forme dans les autres types étudiés une armature moins solide, un réseau plus lâche.

Le noyau affecte toujours des formes variées dans les parties productrices. Son polymorphisme se constate invariablement; il paraît cependant être fonction de l'intensité sécrétoire. *Saturnia pyri*, *Cossus cossus*, *Vanessa cardui*, *Galleria melonella* (pl. I, fig. 8) ont des noyaux fortement lobés, tandis que *Ephestia kühniella* possède des noyaux arrondis, rétractés, plus rarement munis d'expansions. Il est intéressant de signaler chez *Acanthopsyche atra* que des noyaux paraissant parfois globuleux se révèlent après un examen minutieux à bords finement dentelés (fig. IX). C'est précisément quand la membrane nucléaire paraît floue à un certain niveau que le changement de mise au point permet de la

suivre, ténue, entourant, des expansions presque filiformes. Jamais la membrane nucléaire ne fait défaut. Pour notre part, dans aucune des espèces, nous n'avons assisté à son effacement.

Nous retrouvons dans les diverses Chenilles les constituants cytoplasmiques observés chez *Sericaria mori*. Sans doute s'y présentent-ils avec quelque différence, mais nous ne pensons pas qu'il y ait lieu de s'y attarder.

Toutefois, nous avons apporté une attention toute particulière à la Teigne de la farine, qui nous a révélé les structures cytoplasmiques suivantes avec une belle netteté.

a) *Mitochondries*. — La coloration vitale au vert-Janus a laissé apparaître des mitochondries granuleuses, rarement filamenteuses, moins régulièrement disposées en files que chez le Ver à soie. Au niveau du tube producteur, elles sont plus denses dans la zone basale. Dans le tube conducteur, elles sont abondantes et uniformément distribuées.

b) *Vacuoles*. — La coloration vitale au rouge neutre a donné les résultats suivants :

La partie productrice postérieure des glandes ne prend pas le rouge neutre; dans la partie antérieure du réservoir, quelques grains colorés d'inégale grosseur; dans le tube conducteur, la cuticule prend le rouge neutre et présente une épaisseur oscillant entre 40 et 50 μ . La coloration vient tardivement. Les vacuoles de cette partie sont avant tout localisées dans une zone moyenne, mais, entre celle-ci et la cuticule, il y a une autre zone claire, pauvre en vacuoles.

Nous notons encore des corpuscules petits, légèrement réfringents, les uns allongés, d'autres plus ou moins en massue qui correspondent, selon toute apparence, aux corpuscules dont nous parlerons plus loin et que nous avons imprégnés à l'osmium. Le rouge neutre ne les colore pas. Au bout d'un certain temps, les colorations se prolongeant, on a l'impression qu'une partie des corpuscules correspondant à ceux imprégnés se teignent légèrement en rose, mais nous notons en même temps des signes d'altération très nets.

c) *Appareil de Golgi*. — Nous avons pratiqué sur *Ephestia kühniella* des imprégnations métalliques (Hirschler G. 24 heures, acide osmique 4 jours). Elles ont mis en évidence des éléments polymorphes nets et nombreux, en massue, en filaments flexueux, formes contournées qui ont l'aspect de certaines des mitochondries observées. Entre ces éléments s'intercalent de très nombreuses vésicules, généralement ouvertes et pré-

sentant un liséré chromophile fortement noirci et un contenu clair, donc chromophobe. Ce sont là d'ailleurs de véritables dictyosomes.

Nous inclinons à voir dans ces vésicules un appareil de Golgi dispersé. Mais il est important de noter ici que l'imprégnation a manqué d'électivité et a imprégné en même temps que les corps de Golgi une partie du chondriome.

7. — Sécrétion de la soie par les Lépidoptères autres que le Bombyx du Mûrier

Les masses de sécrétion s'observent la plupart du temps appliquées contre les fibrilles cytoplasmiques. Chez *Galleria melonella*, elles sont souvent comme chez *Sericaria mori* aux alentours du noyau, accolées à la membrane nucléaire, ce qui nous a incité à donner une place importante à la participation nucléaire; mais, des images nombreuses de différents Lépidoptères ont un peu ébranlé cette conviction.

Ce sont, par exemple, des zones où la sécrétion est abondante bien que les noyaux y fassent défaut. Des portions de protoplasme de la glande de *Thaumetopoea pityocampa* montrent bien que des parties dépourvues de noyaux sont aussi encombrées de sécrétion que les zones nucléées environnantes.

Notre intention n'est pas de retirer au noyau et en particulier aux nucléoles tout rôle dans le travail séricigène. Nous renvoyons à nos précédentes remarques. Les nucléoles diminuent dans quelques cas à mesure que le travail sécrétoire s'intensifie. Quant aux microsomes, ils ne décroissent ni en taille ni en nombre. Les noyaux de toutes les espèces de Lépidoptères considérées ici contiennent des microsomes qui demeurent inchangés. Ils sont toujours densément répartis autour des nucléoles disséminés. Et si parfois, quelques espaces nucléaires en sont dépourvus, la rareté du fait invite à ne lui accorder qu'une minime importance.

Nous pouvons ainsi généraliser la topographie cellulaire citée de la glande en sécrétion, à savoir : partie basale avec granules, zone moyenne bourrée de sécrétion, zone sous-intimale fluide.

PASSAGE DE LA SOIE. — La sécrétion s'écoule par gouttelettes dans la cavité de la glande. On la voit passer à travers l'intima. La colorabilité des gouttelettes varie avec les espèces considérées. Fortement basophiles chez le Ver à soie au niveau producteur, elles prennent, au con-

traire, l'éosine chez la Chenille de *Vanessa cardui* (fig. x); elles sont ou très homogènes, ce qui correspond à la plupart des cas, ou finement granuleuses (*Galleria melonella*, pl. I, fig. 8).

ASPECTS DE LA SOIE. — La soie affecte, dans le réservoir ou dans le tube producteur, des aspects divers selon l'espèce des Chenilles. Il nous a été permis d'en observer trois de bien différents :

— Dans le cas le plus général, on aperçoit une masse compacte située plus ou moins au centre du tube producteur et s'accolant par

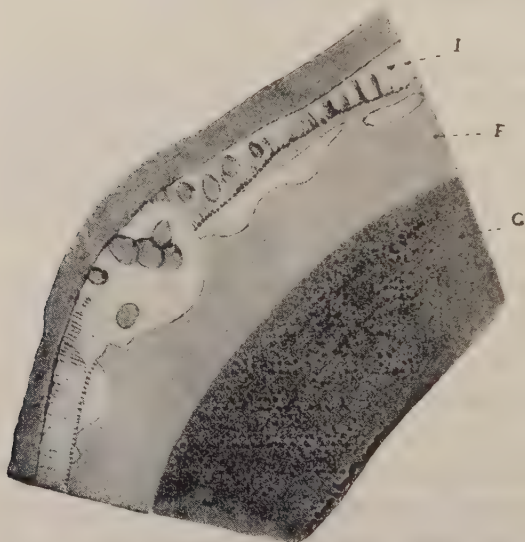


FIG. X. *Vanessa cardui*. Passage de la sécrétion à travers l'intima d'une cellule séricigène. F, fibroïne; G, grès; I, intima (Bouin, Hématox. Prenant $\times 1000$).

endroits à l'intima. Très souvent d'ailleurs les boules de sécrétion qui filtrent sont éosinophiles, tandis que la masse centrale prend fortement le vert lumière. Dans le réservoir, il n'est pas rare de voir une sécrétion homogène au centre, bordée d'une zone appliquée directement contre la membrane, souvent parsemée de vacuoles (*Vanessa*, fig. x). Rarement, quelques vacuoles dans la

fibroïne.

— Cas d'*Ephestia kühniella*. Le tube produc-

teur en sécrétion montre la formation à partir de gouttelettes éosinophiles de la fibroïne qui affecte ultérieurement une affinité marquée pour le bleu de méthyle. Ainsi à sa sortie de la cellule, la sécrétion se modifie à mesure qu'elle s'ajoute à celle déjà formée.

Le réservoir est bien spécial. Nous avons déjà mentionné les sinuosités de l'intima, sinuosités en rapport avec les noyaux puisqu'en face de chacun d'eux, souvent très rétractés, il y a une convexité. Les partisans de l'origine nucléaire de la soie expliqueront aisément cette image. La sécrétion issue de chaque noyau chemine vers l'intima, s'applique contre elle, presse en quelque sorte contre la paroi membraneuse qui s'incurve. Les zones internucléaires non chargées en secrétats ne subiraient pas cette

pression et l'intima de ce niveau paraîtrait en retrait sur celle qui fait face aux noyaux.

Ce raisonnement n'est pas acceptable. A l'heure actuelle, nous n'en sommes plus à compter nos préparations de glandes bourrées de sécrétion et, cependant, la Teigne de la farine est seule à nous montrer cette topographie.

Elle est encore plus remarquable par l'aspect même de sa soie. Autour d'un cylindre axial de diamètre égal au quart de celui de la lumière, s'entassent des couronnes alternativement bleues et roses quand la coloration employée est celle de MANN. Nous comprenons aisément que ces zones

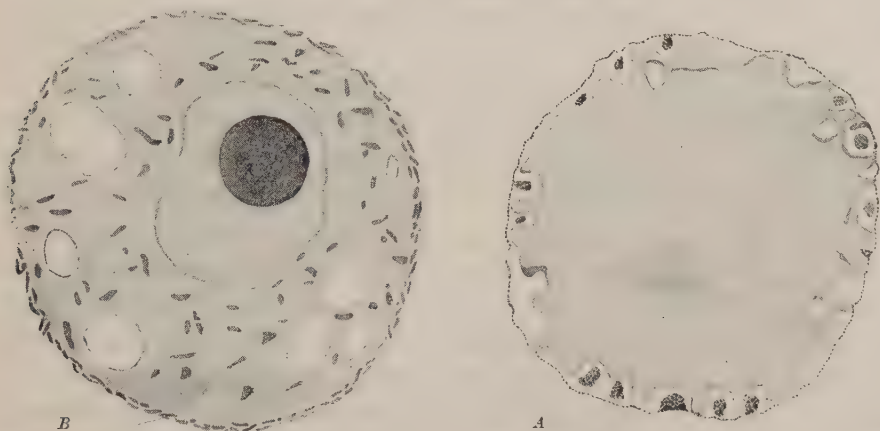


FIG. XI. *Cossus cossus*. Aspects comparés des cavités glandulaires du tube producteur et du réservoir. A, tube producteur. Au centre, une masse homogène colorée par le vert-lumière. Les boules de sécrétion et les parties foncées de la figure sont colorées par l'éosine $\times 150$. B, réservoir. Au centre, masse hétérogène composée de fibroïne colorée par le vert-lumière et parsemée de particules éosinophiles comme le bloc plus foncé et homogène légèrement excentrique (Bouin, Hémattox. Prenant) $\times 50$.

représentent autant d'apports successifs (nos images nous ont toujours persuadé de la discontinuité de la sécrétion), mais où est le grès ? Est-il simplement représenté par l'anneau de sécrétion appliqué directement contre la membrane ? Nous ne saurions le dire.

— Cas de *Cossus cossus* L. Dans le tube producteur, la masse de la soie se colore en vert par le Prenant et est parsemée à sa partie externe de blocs éosinophiles. Cette image n'a rien d'étonnant ; nous sommes habituée à constater la différenciation secondaire de la fibroïne (fig. XI A).

Si nous avions eu le droit de prévoir l'aspect de la soie dans le réservoir, nous aurions imaginé une masse centrale bordée d'un grès éosinophile. La réalité est tout autre. Le réservoir (fig. XI B) est occupé, au contraire, par un axe central éosinophile de faible diamètre, entouré irrégulière-

ment d'une sécrétion vacuolisée, neutrophile et parsemée de blocs acido-philes d'apparence identique à la masse centrale. Dès lors, le grès, qui par définition est toujours extérieur à la fibroïne, a non seulement les affinités tinctoriales qu'avait cette dernière dans le tube producteur, mais encore un volume qui dépasse hautement celui de la fibroïne.

Il se pourrait que la substance bordante devienne peu à peu éosinophile et s'agglomère à la masse centrale. Dans ce dernier cas, grès et fibroïne auraient pour point de départ une substance unique.

8. — Glandes de Vers ayant commencé leurs cocons et de Vers ayant retenu la totalité de leur soie

Nous avons prélevé, à des temps plus ou moins éloignés, les glandes de *Serica mori* effectuant leur montée. Au bout de 12 heures, la Chenille a déjà expulsé beaucoup de soie ; après 24 heures de filature, elle a presque achevé son cocon. Il était intéressant de suivre l'état de sa glande pendant ces stades.

I. — Lorsque la larve commence son cocon, le cytoplasme des cellules du tube producteur est chargé de traînées de sécrétion. Celui du réservoir est granuleux mais beaucoup moins bourré. Ceci confirme que le travail sécrétoire est plus intense dans les niveaux producteurs que dans le réservoir. Quant au tube conducteur, il présente toujours sa sécrétion sous forme d'enclaves massées derrière l'intima chitineuse.

Le tube producteur a toujours ses noyaux lobés souvent même étranglés par places, qui renferment des nucléoles remarquables plus par leur taille que par leur nombre. Quelques-uns atteignent jusqu'à 20 μ . Alors que les microsomes sont régulièrement répartis dans le suc nucléaire, il n'est pas rare d'observer autour des gros nucléoles qui sont généralement arrondis, parfois légèrement anguleux, des espaces qui sont dépourvus de chromatine. Le nucléole semble isolé. Parfois, il devient annulaire. Hâtons-nous de dire que c'est là une forme peu courante et qu'enfin, à côté de ces gros nucléoles, il y en a d'autres de petite taille.

Comme en temps normal, la sécrétion ou prosécrétion qui forme des traînées dans la partie moyenne de la cellule, se résoud en une substance homogène aux abords de l'intima. L'intima est toujours doublée intérieurement de la lame qui absorbe le vert-lumière. A certains niveaux, cette lame homogène se joint à la sécrétion qui se trouve dans la cavité glandulaire et qui ne l'emplit pas toujours. Il n'y a aucune différence

tinctoriale ni morphologique entre cette bordure de l'intima et la substance située dans la lumière. Ceci, joint à l'observation de continuité entre elles deux, indique bien que la bordure de l'intima n'est, en somme, que la sécrétion qui, petit à petit, s'amasse autour du bloc central. Elle ne fait pas partie inhérente de la membrane, mais est le résultat de l'élaboration glandulaire.

Le réservoir, lui, a sa cavité bourrée totalement de soie avec grès et fibroïne bien séparés. Les noyaux, moins lobés que ceux du tube producteur, renferment aussi des nucléoles de moyenne importance. On ne distingue pas de traînées de sécrétion dans la cellule.

Au niveau de l'intima se voit nettement le produit élaboré par la glande sous forme d'une couche teinte en vert comme précédemment par le vert-lumière, de faible épaisseur et vacuolisée. Elle est en contact direct avec la substance acidophile qui est le grès et qui entoure déjà la fibroïne. Il est difficile d'interpréter cette couche à ce niveau mais il semble bien que, d'abord basophile, elle devienne par la suite éosinophile.

En somme, la glande séricigène entière produirait une même substance, avec des intensités variant suivant les régions. Le tube producteur élabore beaucoup plus que le réservoir et c'est surtout au niveau de ce dernier qu'il y aurait différenciation en grès et fibroïne.

II. — Considérons maintenant les glandes de Chenilles ayant travaillé à la confection de leur cocon depuis 12 heures.

Ici, deux aspects très nets; à certains niveaux du tube producteur persiste encore de la sécrétion orientée radiairement tandis qu'à d'autres le cytoplasme se vacuolise. Quelquefois même, ces deux aspects s'observent sur un même plan. On assiste dans le premier cas à une rétraction du contenu nucléaire. Sous la membrane nucléaire parfaitement nette, microsomes et macrosomes s'observent encore, mais se différencient moins nettement; le protoplasme se vide; les traînées de sécrétion s'espacent (fig. XII *a*). Enfin, dans les zones vacuolisées, seule la partie basale de la cellule est intacte; de nombreux grains y sont rangés et serrés. Puis, au-dessus de ces zones quelques masses de sécrétion suivies immédiatement de vacuoles (fig. XII *b*). Les noyaux sont dispersés dans ce protoplasme à texture lâche. Un peu de sécrétion filtre encore à travers l'intima.

Une imprégnation osmique montre à ce stade de nombreuses vésicules osmiophiles dispersées et altérées dans leur forme pour la plupart. Leur grandeur est variable dans un même secteur. Quelques vacuoles sont

bordées d'un liséré chromophile, mais se différencient nettement des corps de Golgi avec lesquels on ne peut les confondre (Pl. I, fig. 7).

III. — Après 24 heures de travail, la Chenille a des glandes qui naturellement ont diminué de volume. Le cytoplasme, et ceci peut sembler curieux, n'est plus aussi vacuolisé; les noyaux, en revanche, sont très serrés les uns contre les autres; le protoplasme montre une quantité

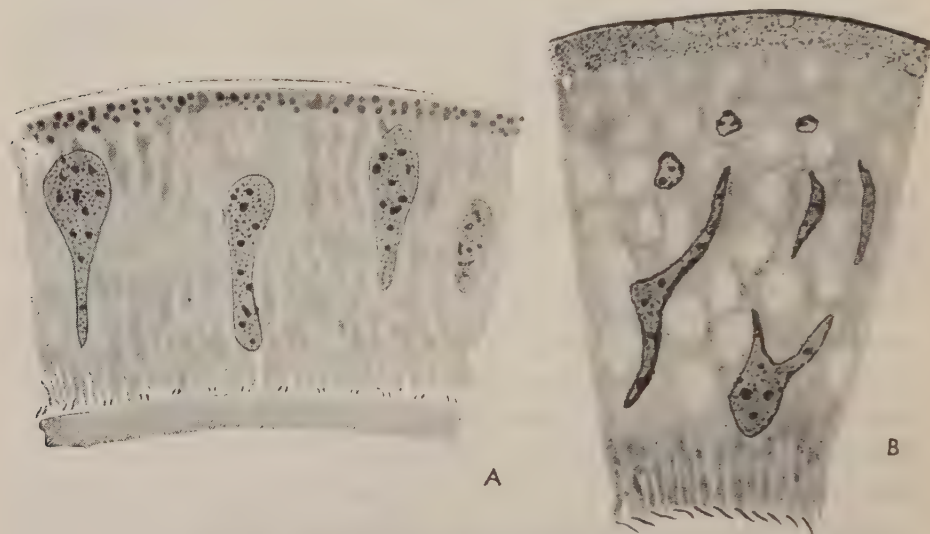


FIG. XII. — *Sericaria mori* ayant commencé son cocon depuis 12 heures. A, réservoir; B, tube producteur (Bouin, Hématox. Prenant $\times 500$).

énorme de noyaux massés. Cet aspect est dû à la contraction de la glande; le diamètre du tube producteur n'est plus que de 350 à 400 μ , alors que son diamètre au 5^e âge était au moins de 600 μ . Quant aux noyaux eux-mêmes, ils ont un contenu assez flou dans lequel il est à peu près impossible de caractériser précisément pyréline et chromatine.

Si, dans ce chapitre, nous n'avons pas encore parlé du chondriome, c'est qu'il revêt les aspects déjà cités dans les glandes ayant émis plus ou moins de soie.

Il ressort de cette étude que, de tous les éléments de la cellule séricigène, le noyau est le plus polymorphe. On ne peut lui attribuer néanmoins la responsabilité totale de la séricigénèse au cours des divers âges, car si sa forme varie, sa masse relative s'y maintient sensiblement la même pendant le processus sécrétoire. Nous ne craignons donc point de répéter que si le noyau apporte une contribution à l'élaboration de la soie, il ne peut, à lui seul, l'assurer.

IV. — Examinons enfin les aspects présentés par les glandes séricigènes de Chenilles mises dans l'impossibilité d'évacuer leur soie. Pour obtenir une rétention complète de la soie, nous avons, avec la pointe d'un microgalvanocautère, cautérisé la filière. Nous n'entrons pas ici dans les détails de la technique que, d'ailleurs, nous indiquons plus loin (p. 128), mais nous tenons à souligner que, par cette méthode, l'animal est mis dans l'impossibilité de se vider de sa substance soyeuse.

a) Lorsque l'animal amorce sa nymphose, c'est-à-dire lorsqu'il devient ambré et translucide, on ne constate pas une hypertrophie du tube producteur et du réservoir. Ceci ne peut étonner. En effet, le Ver à soie ne rejette de soie en quantité que pour tisser son cocon. Les quelques fils qu'il émet pendant sa vie larvaire sont de peu d'importance. De plus, si le réservoir est plein de soie, le tube producteur n'en est que partiellement rempli. La région productrice élabore donc constamment et le produit sécrété passe dans le réservoir où il s'accumule. D'ailleurs, le cylindre central du réservoir, la fibroïne, a un diamètre nettement plus grand que la fibroïne qui est dans la lumière de l'extrémité postérieure de la glande. Alors que son diamètre dans le réservoir est de 800 μ environ, la substance qui lui correspond dans le tube producteur n'a que 300 μ , dans une larve cautérisée depuis 10 jours et qui est sur le point de se métamorphoser.

La structure de ces glandes est à peine différente de celle d'une larve en pleine sécrétion. Les membranes nucléaires à tous les niveaux sont très nettes. Cependant, dans la partie productrice, la zone comprise entre les noyaux et l'intima est très massive; elle contient de fines granulations et quelques corpuscules passent du cytoplasme dans la lumière à travers l'intima.

Il semble parfois que la sécrétion soit accumulée au point de rendre trouble le cytoplasme glandulaire. Mais il n'y a vraiment pas de modification profonde.

b) Nous avons examiné les glandes d'un Ver cautérisé déjà transformé en chrysalide nue. L'intérêt en est restreint, puisque dès le début de la métamorphose l'hystolyse des organes séricigènes est déclenchée¹. En effet, le tube producteur paraît altéré; on y observe des noyaux en pycnose, à côté d'autres moins touchés, contenant microsomes et macro-

1. Mentionnons ici que cette histolyse semble se faire sans l'intervention de phagocytes. Nous sommes en ce point d'accord avec OERTEL (1930).

somes reconnaissables. D'ailleurs, la masse des noyaux est inchangée,

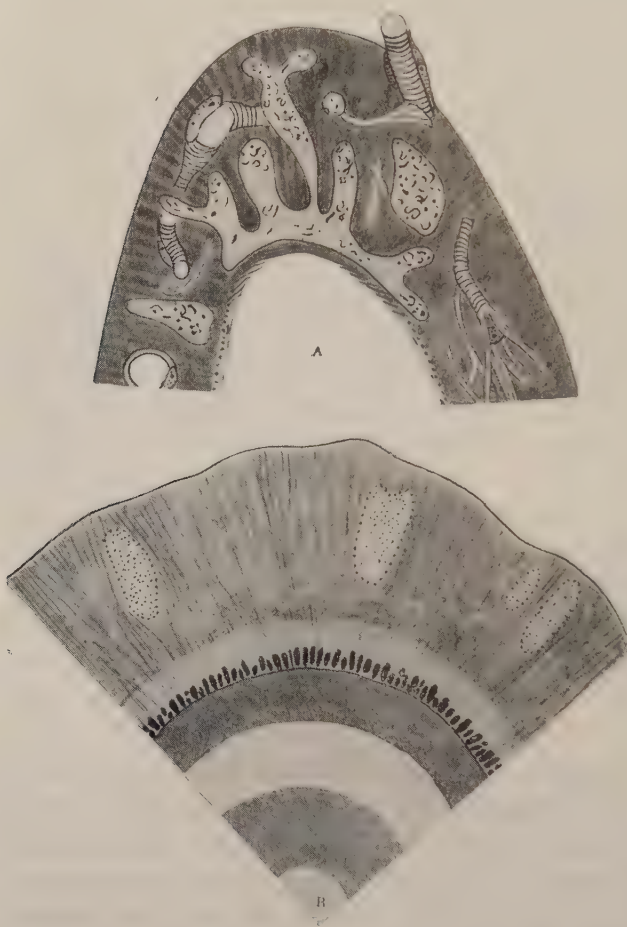


FIG. XIII. *Sericaria mori*; A, Portion du tube producteur, pénétration de l'appareil trachéen dans la glande séricigène (trophosponge de Holmgren) (Hirschler, Hématox. Prenant $\times 200$). B, Tube conducteur. Tonofibrilles et sécrétion massée derrière l'intima $\times 650$.

tandis que le cytoplasme a considérablement diminué de volume. Cette disparition partielle d'un cytoplasme qui témoigne d'ailleurs d'une chromaticité inusitée entraîne un plissement de la basale que nous avons déjà signalé au cours du filage normal du cocon. Le réservoir est moins touché. Ses noyaux serrés les uns contre les autres, contiennent nucléoles et chromatine. Dans sa cavité, fibroïne et grès, assez mal délimités, restent encore reconnaissables.

Au total, dans le Ver qui n'a pu vider son réservoir,

les processus sécrétoires ne paraissent pas sensiblement modifiés et l'histolyse nymphale s'y manifeste comme dans les Vers normaux.

II. — SÉCRÉTION DE LA SOIE CHEZ LES TRICHOPTÈRES

Nous n'avons pas l'intention de reprendre l'étude de la sécrétion séricigène chez les Trichoptères. Le beau mémoire de GILSON nous laissait, en effet, présumer que l'essentiel du processus ne différait guère de ce que

l'on connaissait chez les Lépidoptères. Mais des travaux récents ont apporté sur cette question des résultats si particuliers et si inattendus que nous avons voulu savoir si, vraiment, les données de l'éminent cytologiste belge étaient totalement caduques. Nous voulions nous assurer enfin de la réalité de ces différences entre ce qui existe chez les Lépidoptères et ce que l'on prétend voir chez leurs proches alliés, les Trichoptères.

Les erreurs de GILSON ne sont imputables qu'aux insuffisances techniques de l'époque à laquelle travaillait ce cytologiste. Quant aux interprétations de nos prédécesseurs immédiats, elles nous paraissent, en grande partie, fondées sur des artefacts et sur des idées théoriques préconçues.

Nos conclusions, très modérées quant à leur portée, s'efforcent de tenir un compte exact des faits observés aussi objectivement que possible.

1. — Historique

Après avoir étudié la sécrétion de la soie chez les Lépidoptères, GILSON (1891) remarquant les rapports étroits de parenté entre ces derniers et les Trichoptères, entreprit leur étude en utilisant les espèces suivantes : *Anabdia nervosa*, *Limnophilus rhombicus*, *L. flavicornis* et *Molanna angustata*. Il mentionne chez ces espèces l'absence de glandes de Lyonet et établit un parallélisme presque complet, entre les mécanismes sécrétoires des Chenilles et des larves de Trichoptères.

Après lui, plusieurs autres cytologistes ont poursuivi des recherches sur la fonction séricigène des Trichoptères. VORHIES (1908), chez *Platyphylax designatus*, remarque que la quantité de matériel nucléaire augmente avec le développement du noyau qui a probablement une part fonctionnelle dans le processus de sécrétion. Reprenant l'observation faite avec MARSHALL (1906) que les nucléoles deviennent irréguliers par suite de l'activité de la glande, il arrive à conclure que le « matériel nucléaire » est en relation étroite avec une telle activité, mais de son propre aveu, il ne peut se prononcer sur la nature du matériel nucléaire : produit de déchet ou « matériel de fonctionnement » de la sécrétion.

NAKAHARA (1917) observe, chez *Neuronina postica*, la disparition partielle des membranes nucléaires et la migration continue de nucléoles dans le cytoplasme, tant que la cellule est fonctionnelle. Il constate de

plus que le nombre des masses nucléolaires décroît après qu'une certaine quantité de sécrétion a été déchargée. L'origine de la soie pour NAKAHARA serait donc surtout nucléolaire.

C'est à une interprétation sensiblement différente qu'aboutissent DEHORNE et HOSSELET (1928). Les nucléoles, d'après eux, passeraient à travers la membrane nucléaire et resteraient appliqués à la face externe du noyau. Ils deviendraient colorables par le rouge neutre et mériteraient le nom de « nucléo-rouge » par lequel DEHORNE et HOSSELET les désignent. Les nucléoles donneraient la soie et, fait surprenant, le chondriome se régénérerait aux dépens de la substance nucléolaire.

HOSSELET (1931) observe chez les Phryganides, tant en coloration vitale que sur préparations fixées, l'expulsion de substances figurées hors du noyau, dans le cytoplasme. Il pratique aussi sur une grande échelle les méthodes d'imprégnations métalliques. L'appareil de Golgi n'est, pour lui, qu'un stade évolutif du chondriome, d'où le terme qu'il a créé de « chondriome golgiesque ». Nous exprimons d'ores et déjà les réserves les plus expresses sur toutes les conclusions de cet auteur. Nous nous expliquons dans le cours de ce chapitre sur ses interprétations et sur les images qui les appuient.

2. — Étude anatomique de l'appareil séricigène des Trichoptères

Notre étude a porté sur cinq espèces, fréquentes dans le Puy-de-Dôme. Nous les avons choisies de telle façon qu'elles appartiennent à des familles différentes tant par leur mode de vie que par leur morphologie.

Nous avons utilisé des larves de *Rhyacophila* qui vivent en abondance sous les pierres de la Couze Pavin, dont les eaux sont froides et très agitées. Ces larves sont carnassières. Pendant toute la durée de leur vie, elles filent des brins de soie qu'elles fixent aux pierres qui les abritent. C'est lorsque la larve est sur le point de se métamorphoser qu'elle rejette le plus de soie. Elle se construit une logette qu'elle tapisse de soie entremêlée de grains de sable. Les larves que nous avons étudiées portent de beaux bouquets de trachéo-branchies; elles ressemblent beaucoup à *Rhyacophila septentrionis* Mac-Lachl. Faute d'avoir obtenu des adultes, nous ne pouvons préciser l'espèce.

Aux environs de Clermont-Ferrand, nous avons pris abondamment dans le ruisseau de l'Artières, aux eaux froides et rapides, des *Philopotamus*. Les larves nues produisent plus de soie que les précédentes; sous

les pierres elles tendent leurs filets en tramails, en entonnoirs largement ouverts dans le sens du courant. L'espèce que nous avons étudiée semble se rapporter à *Philopotamus montanus*.

C'est dans le même ruisseau que nous avons capturé des larves d'*Hydropsychées* qui, comme les précédentes tissent leurs filets sous les pierres. Comme elles aussi, elles sont de mœurs carnassières.

Les larves des deux autres espèces que nous avons étudiées habitent les eaux plus calmes et vivent dans des fourreaux. Ce sont des *Phryganea* et des *Limnophilus*.

I. — STRUCTURE ET HISTOLOGIE DE L'APPAREIL SÉRICIGÈNE

L'appareil séricigène de ces larves est simple. Il se compose de deux tubes longs de 2 à 4 cm. que l'on peut, à la rigueur, subdiviser en partie productrice et en réservoir, ce dernier étant à peine plus renflé, donc peu différencié. A la partie antérieure du réservoir fait suite un mince tube conducteur. Les deux tubes conducteurs s'unissent dans la tête. Les brins de soie subissent l'action d'une presse mue par deux paires de muscles très forts qui, s'insèrent sur l'hypoderme.

Les tubes séricigènes s'étendent de part et d'autre du tube digestif. Nous ne les voyons pas pelotonnés comme l'a écrit GILSON, mais décrivant simplement des anses. Leur diamètre oscille entre 90 et 500 μ de la partie conductrice, de beaucoup la plus mince, à la partie élargie du tube producteur.

Une série complète de coupes transversales de la tête de *Philopotamus* montre, au point de jonction des deux tubes conducteurs, qui ont une lumière étroite, une évagination glandulaire à canal chitineux qui ressemble à la glande de Lyonet des Lépidoptères. Mais, comme la tête des larves d'*Hydropsychée* ne montrent rien de semblable, nous ne pouvons généraliser l'existence de ces glandules. Rappelons que GILSON ne trouve pas de glandes de Lyonet, mais signale sur le trajet du tube conducteur, à quelque distance de leur point de jonction, un renflement glandulaire qui, d'après lui, représente peut-être ces « glandes annexes » (1).

Chez les Trichoptères étudiés, nous ne voyons pas de « *tunica propria* ». La glande est souvent entourée d'une couche de plasma coagulé dans laquelle on n'aperçoit aucun noyau et qui, naturellement, n'est pas une

1. GLASGOW (1936) signale, dans une larve d'*Hydropsyche colonica*, deux lobes latéraux situés non loin de la presse et qu'il suppose être les glandes de Lyonet.

séreuse. Il est fréquent d'observer contre les cellules glandulaires des amas de globules sanguins.

La glande, lâchement maintenue par l'appareil trachéen, s'insinue entre les lobes d'un tissu adipeux abondant.

II. — APPAREIL TRACHÉEN

Notre étonnement a été grand de ne pas retrouver dans les multiples préparations de glandes de Trichoptères que nous avons examinées, les nombreuses trachées et trachéoles intracellulaires précédemment décrites chez les Lépidoptères. Le cytoplasme glandulaire se montre, dans tous les cas et aux différents niveaux, dépourvu de troncs trachéens.

Nous avons complété notre étude par l'observation sur le vivant. Jamais les trachées ne pénètrent dans les cellules séricigènes des espèces que nous avons examinées. De rares trachéoles sont parfois intimement collées à la paroi des cellules. Mais il nous a été donné d'observer sur le tube conducteur, une touffe de trachéoles issues d'une trachée et qui y serpentaient sans que nous ayons pu affirmer la pénétration de l'une d'entre elles. Nos observations sont donc en désaccord avec celles de GILSON, qui assure que certains troncs trachéens s'enfoncent dans les cellules séricigènes. Toutefois, remarquons que GILSON, dans aucune de ses figures, ne représente ni trachées ni trachéoles intracellulaires et travaille sur des espèces différentes des nôtres.

La différence s'avère grande entre les glandes productrices du Ver à soie et celles des Trichoptères en ce qui concerne l'irrigation trachéenne, puisqu'il n'existerait pas chez ces derniers de trophosponge. La quantité de soie fournie par les larves de Phryganes est très inférieure, toutes proportions gardées, à celle que produit le Ver à soie. Il se peut que la production de la soie exige une quantité élevée d'oxygène. Plus la sécrétion sera intense, plus le réseau trachéen devra être développé. C'est précisément chez le Bombyx du Mûrier, producteur de soie par excellence, que le réseau trachéen atteint son maximum de développement.

III. — CYTOLOGIE DE LA GLANDE SÉRICIGÈNE

a) LES MEMBRANES. — La basale de la cellule séricigène est hétérogène. Entre deux couches sidérophiles s'étend une mince zone, colorée électivement par le vert-lumière. Quant à l'intima, elle est chitineuse,

mais moins épaisse que chez les Lépidoptères. Elle se compose d'une série d'épaississements disposés en treillis. A certains niveaux, des excroissances qui ne sont autre que des gouttelettes de sécrétion, font saillie dans la cavité de la glande. Ce suintement ne doit pas être confondu avec la structure propre de l'intima qui s'épaissit dans le tube conducteur dont la cavité est étroite. L'armature chitineuse de la glande séricigène des Trichoptères est, en somme, bien moins forte que celle des Chenilles.

b) LE NOYAU. — Sur le vivant, les macrosomes se voient nettement. Ils baignent dans un suc homogène. Les microsomes, eux, sont invisibles. Entre les ponts qui vont d'un lobe nucléaire à l'autre, le nucléoplasme a un aspect fibreux très particulier. Si l'observation se prolonge, le cytoplasme s'altère ainsi que le noyau. Alors les macrosomes sont indistincts dans la masse nucléaire devenue en entier densément granuleuse.

Chez la jeune larve, le noyau est sphérique ou ovoïde et contient des nucléoles ou macrosomes arrondis et des microsomes nombreux extrêmement petits. A un âge plus avancé, il garde cette même structure fondamentale. Toutefois, sa forme varie; il devient polymorphe, s'accroissant le plus souvent dans le sens tangentiel. La surface qu'il occupe sur les coupes est alors considérable (fig. XVIII *a*). Il est formé quelquefois de plusieurs lobes réunis par des tractus ténus. (pl. II, fig 12, 13, 14). Mais, dans tous les cas, nous avons suivi sans interruption la membrane nucléaire, parfois rétractée, toujours colorée par le vert-lumière. Quant aux nucléoles, ils offrent des figures variées; tortueux, repliés sur eux-mêmes, renflés en massue aux extrémités, ou surtout condensés en blocs anguleux. Ils sont toujours dans le noyau parmi les microsomes qui, eux non plus, ne font jamais défaut et conservent toujours le même aspect sphérique. Nous les avons parfois observés reliés entre eux par de fins tractus (pl. II, fig. 10).

En bref, le noyau est donc caractérisé par une membrane propre bien définie, ne présentant pas de solution de continuité, et par la présence de nucléoles polymorphes et de microsomes sphéruleux.

c) LE CYTOPLASME. — Le cytoplasme est chargé d'inclusions de formes et de nature diverses. Elles sont denses dans la partie basale, le plus souvent clairsemées dans la zone moyenne et à peu près absentes au-dessous de l'intima. Quelques préparations nous ont montré un cytoplasme très vacuolisé, du moins au contact immédiat de la basale. Nous dirons par la suite quelle importance nous accordons à cet aspect particulier.

L'examen en lumière naturelle des glandes immergées dans une solution isotonique de Ringer révèle la présence de nombreux petits globules réfringents, de diamètre inférieur ou égal à $1\ \mu$. Les mitochondries filamenteuses deviennent visibles sous un certain éclairage.

Sur coupes, la présence de tonofibrilles ou mieux épithéliofibrilles est difficile à affirmer dans les niveaux producteurs. Cependant les masses de sécrétion affectent une disposition radiaire qui leur semble imposée par l'architecture même de la cellule, autrement dit par des tonofibrilles.

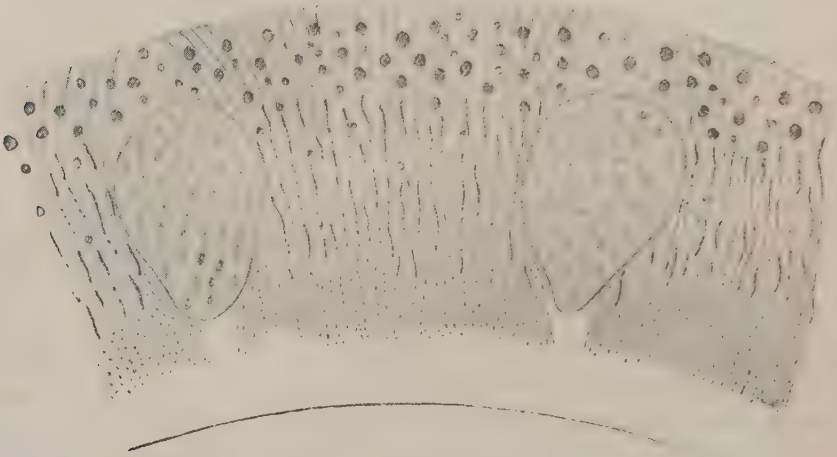


FIG. XIV. *Philopotamus* sp. Tube producteur coloré vitalement au vert-Janus.

Cette disposition est particulièrement nette après la fixation au liquide de Bouin.

De même, la coloration vitale au vert-Janus apprend que l'agencement des mitochondries n'est pas quelconque. Filaments et chondriocentes sont alignés aussi dans le sens radiaire (fig. XIV).

Enfin, le tube conducteur, lui, montre avec netteté les tonofibrilles.

Mitochondries. — La glande, après immersion dans une solution de Ringer contenant des traces de vert Janus, montre des inclusions vertes que l'on peut diviser en trois catégories : vers la basale, des sphères trop grosses pour être des mitochondries et qui pourraient bien être tout simplement des vacuoles (on sait que souvent des vacuoles sont colorées par le vert Janus). Dans la zone moyenne des mitochondries filamenteuses et dans la zone interne, des grains très petits. La partie située au-dessous de l'intima est dépourvue de granulations (fig. XIV).

Les fixations osmiques, suivies de la coloration de Prenant, nous donnent des images absolument superposables. Il s'y ajoute cependant quelques minuscules grains situés entre la basale et le niveau à gros blocs (pl. 2, fig. 13).

Vacuoles. — Le rouge neutre colore, çà et là, disséminées dans le cytoplasme, de nombreuses petites vacuoles. Le cytoplasme lui-même prend une teinte diffuse rosée. Notons que, parfois, les vacuoles sont réunies en amas. A côté des vacuoles colorées, il y a des éléments réfringents de forme sphérique régulière, de dimension oscillant autour de 1μ , qui demeurent incolores. Au bout d'un certain temps, les vacuoles sont plus nombreuses, surtout dans le tiers inférieur des cellules, mais il s'agit certainement d'altérations.

Appareil de Golgi. — Les fixations à base d'osmium suivies, soit de coloration à l'hématoxyline-éosine-

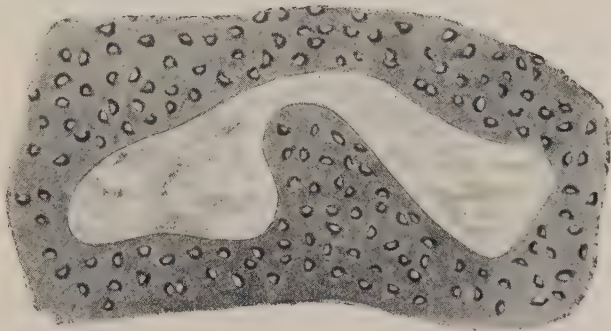


FIG. XV. *Philopotamus* sp. Tube producteur avec ses dictyosomes (Imprégnation osmique $\times 1000$).

vert-lumière, soit d'imprégnation prolongée (3 à 5 jours) dans l'acide osmique à 2 p. 100, à une température de 40° , nous ont montré des formations intéressantes.

Avec la première technique, on observe de grosses sphérules, toujours dans la zone basale, accompagnées très rarement d'inclusions granulaires. Par l'imprégnation, on met en évidence de petites vésicules, uniformément réparties dans le cytoplasme. Elles ont la forme et l'aspect de véritables dictyosomes avec leurs deux substances chromophile et chromophobe. Ces vésicules se retrouvent dispersées dans les glandes séricigènes de tous les Trichoptères, elles sont constantes chez *Phryganea*, *Hydropsyche*, *Philopotamus* où nous les avons cherchées. De très petite taille variant de moins d' 1μ à $1\mu 5$, elles sont disséminées dans tout le cytoplasme sans orientation très définie (pl. II, fig. 11 et fig. xv et xvi).

Nous tenons à redire que nous n'avons tenu compte que des imprégnations dans lesquelles le noyau n'avait pas noirci. En effet, l'on ne peut tenir pour valables des imprégnations comme celles présentées par

HOSSELET, dans lesquelles le nucléole est fortement teinté en noir. Il y a là évidemment surimprégnation et les réseaux que cet auteur dessine, n'ont, à notre sens, aucune valeur.

Une imprégnation de glande de soie d'*Hydropsychée*, contient, outre les vésicules, de rares éléments polymorphes, en anses recourbées et aplaties aux extrémités et qui appartiennent, selon toute probabilité, au chondriome.

En revanche, les organites osmiophiles des glandes de *Philopotamus*

et de *Phryganea* ne sont représentés que par des vésicules ou corps de Golgi d'une grande netteté. Dans de rares cas, ces vésicules sont amassées au pôle basal. D'ordinaire, elles sont dispersées dans toute la cellule (pl. II, fig. 11).

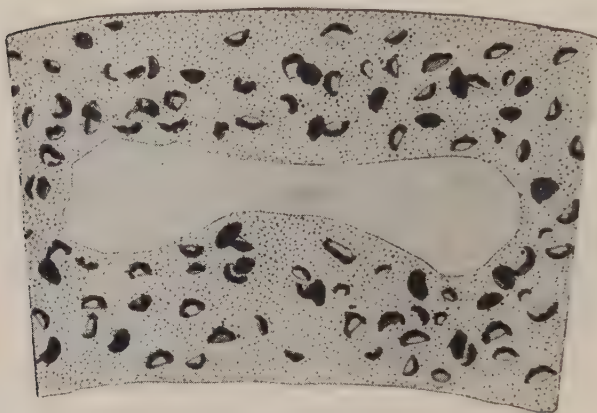


FIG. XVI. *Phryganea* sp. Tube producteur d'une larve du dernier âge avec ses dictyosomes (Imprégnation osmique $\times 2000$.)

Dans une de nos imprégnations, on voit, outre les vésicules osmiophiles, des sphérules claires, bordées incomplètement d'un liséré osmiophile. Nous croyons reconnaître le « croissant vacuolaire » dont parle DORNESCO et qui diffère absolument de l'appareil de Golgi. Il s'agit d'une vacuole mérocrine.

Sans revenir sur la question déjà débattue de la valeur exacte des vésicules osmiophiles, nous voulons indiquer toutefois que si mitochondries et corps de Golgi représentent deux catégories morphologiques nettement séparées, leur nature chimique est assez voisine, puisque nous les avons parfois colorées et imprégnées simultanément. DUBOSCQ et GRASSÉ (1933) ont déjà insisté sur cette parenté chimique du chondriome et de l'appareil de Golgi.

IV. — LA SÉCRÉTION DE LA SOIE

La seule indication que nous ayons sur la composition de la soie des Trichoptères est due à GILSON, qui nous apprend que le brin de soie

comprend une couche périphérique de grès et un cylindre central de fibroïne. Quant à l'analyse chimique précise, elle reste à faire.

On a attribué deux origines à la soie des Trichoptères. L'origine nucléaire a été soutenue par GILSON (1891), VORHIES (1908) et NAKAHARA (1917) qui voient un rapport de cause à effet entre l'accroissement des nucléoles et la sécrétion. Mais, tandis que les deux premiers auteurs tiennent ce rapport pour hypothétique, NAKAHARA, au contraire, observerait le passage des nucléoles du noyau dans le cytoplasme après disparition de la membrane nucléaire.

L'origine nucléaire et mitochondriale a été supposée par DEHORNE et HOSSELET (1928) et exposée en détail par HOSSELET (1931). D'après eux, il y aurait d'une part, migration des nucléoles dans le cytoplasme, d'autre part, régénération du chondriome aux dépens de ces nucléoles.

HOSSELET use d'une méthode qu'il nomme méthode de la « sécrétion provoquée ». Il retire la larve de Phrygane de son tube pour « observer les stades successifs du cycle sécrétoire ». Nous n'avons pas utilisé cette technique, car elle nous a paru inutile, voire inopérante. On sait, en effet, que la sécrétion de la soie par les Lépidoptères et les Trichoptères est continue, ce qui ne veut point dire qu'il n'y ait pas pour chaque cellule prise séparément un cycle sécrétoire. L'artifice d'HOSSELET a peut-être l'avantage d'accélérer l'expulsion de la soie, mais il n'est pas prouvé qu'il provoque la sécrétion de cette substance par les cellules séricigènes.

Les mitochondries colorées vitalement par Hosselet sont schématisées dans ses figures. Ce sont des filaments épais, peu nombreux, qui ne rappellent guère les aspects que nous observons.

En dépit de nos observations répétées, il nous a été impossible de retrouver les « masses filo-réticulaires » dont parle HOSSELET, pas plus que les rapports intimes qu'il observe entre les vacuoles colorées par le rouge neutre et les corps colorés par le vert-Janus. Nous avons l'impression que beaucoup de ces aspects se réfèrent à des altérations. Certains correspondent vraisemblablement au crinome de CHLOPIN.

Quant aux images qui représenteraient du chondriome ou du Golgi, nous renonçons à les interpréter. Nous ne savons y reconnaître ni le chondriome, ni l'appareil de Golgi, ni les vacuoles. Dans de telles conditions, il nous est bien difficile de comprendre les théories d'HOSSELET et encore plus difficile d'en tenir compte.

Enfin HOSSELET donne certaines figures faites d'après des imprégna-

tions ou des colorations selon les méthodes mitochondriales, qui sont si extraordinaires, que nous nous demandons si elles ne correspondent pas tout simplement à des précipités. Il emploie, d'ailleurs, fréquemment la méthode à l'argent qui, pour peu que la technique manque de rigueur, fournit des images infidèles.

LES FAITS. — Nous rappelons que nous avons mis en évidence dans le cytoplasme des cellules séricigènes, des vacuoles, des mitochondries, des dictyosomes dispersés. Nous nous sommes efforcée de suivre la destinée de ces divers organites. Nous avons observé, en outre, les sécrétats sous forme de traînées alignées radiairement, et ce, dans les préparations non fixées par l'acide osmique.

De tous les organites cellulaires, le plus frappant par son polymorphisme et son volume est sans conteste le noyau qui, en dépit de ses grandes dimensions (grand axe dépassant 100 μ), conserve sa membrane intacte. Aux stades de sécrétion intense et quand la lumière de la glande n'est pas encore remplie en totalité, les nucléoles sont très volumineux, comme hypertrophiés. Mais, lorsque la soie emplit totalement la cavité glandulaire, les noyaux sont souvent moins riches en nucléoles. Ils conservent cependant des formes très variées. Certains de leurs lobes longuement pédiculés contiennent surtout des microsomes et sont même, parfois, privés de tout nucléole.

De tels aspects semblent traduire une incontestable participation du noyau au travail sécréteur. Mais nous insistons sur le fait que jamais nous n'avons observé le passage à l'état figuré de nucléoles ou de grains de chromatine dans le cytoplasme. Ici, encore, faisons remarquer que la chromatine demeure inchangée sous la forme de microsomes.

Le chondriome présente des aspects à peu près constants. A tous les stades de la sécrétion, les mitochondries restent granuleuses, moniliformes, ce qui incite à penser qu'elles sont étrangères à l'élaboration de la soie ou n'y participent que très indirectement. De plus, notre opinion est renforcée par le fait que nous ne trouvons pas d'aspects intermédiaires entre les mitochondries et les masses de sécrétion pas plus d'ailleurs qu'entre les nucléoles et les mitochondries. Ces observations suffiraient à rendre caduque la thèse d'HOSSELET dont nous avons d'ailleurs fait la critique.

Abordons maintenant l'étude des vésicules osmiophiles. Parmi les glandes que nous avons imprégnées, quelques-unes, bourrées de soie, contenaient beaucoup de ces éléments. Cependant, une *Hydropsyche*, sur le point de se métamorphoser, avait des dictyosomes modifiés dans

leur taille (pl. II, fig. 11). Il se pourrait qu'ils subissent une dissolution partielle et participent à la formation de la soie. Mais c'est peu probable.

Les préparations obtenues après une fixation osmique susceptible de conserver simultanément le chondriome et l'appareil de Golgi et colorées selon la méthode de Prenant, nous ont rendu les meilleurs services. Car, outre les constituants cytoplasmiques, elles nous montraient en toute netteté le noyau et son contenu. Grâce au vert-lumière dont la membrane nucléaire des cellules séricigènes est très avide, nous avons pu nous assurer que même dans les noyaux rétractés à contours apparemment flous, la membrane demeurerait intacte et continue. Le défaut de ces fixations osmiques est, pour peu qu'elles soient prolongées, d'homogénéiser le cytoplasme et de rendre invisibles les tonofibrilles.

Dans nos préparations, nous pouvons sérier les images selon l'état d'activité de la cellule en : sécrétion et post-sécrétion.

1° *Sécrétion*. — Nous avons eu l'heureuse fortune d'observer en toute netteté le rejet de la sécrétion soyeuse dans une larve d'*Hydropsyche* prise en hiver et près d'avoir atteint toute sa taille (pl. II, fig. 12).

Le cytoplasme renferme de très nombreuses enclaves, surtout abondantes dans la zone comprise entre le noyau et la basale. Parmi ces enclaves, nous distinguons des boules homogènes fortement colorées par l'hématoxyline, des dictyosomes et des sphérules incolores qui ont l'aspect de vacuoles. La sécrétion n'est probablement représentée par aucune de ces enclaves, car les boules qui se détachent de l'intima sont différentes et se colorent à peu près de la même façon que le hyaloplasme. Des images telles que celles représentées par la figure 12 (pl. II) le montrent avec une grande netteté. Les boules chromatiques et les sphérules incolores pourraient bien être des états de présécrétion. Leur localisation vers le côté extérieur de la cellule (pôle basal) incite à formuler une autre hypothèse : est-ce que ces boules et ces sphérules ne seraient pas constituées par les substances que la cellule séricigène retire du sang dans lequel elle baigne ?

La position entre le noyau et la basale des enclaves citées ci-dessus est difficilement explicable si l'on accepte, d'après la thèse de NAKAHARA (1917), de DEHORNE et HOSSELET (1928), de HOSSELET (1931), qu'elles sortent du noyau dont elles sont un produit de sécrétion. On comprend mal que cette prétendue sécrétion nucléaire se fasse, vers le pôle basal, en sens inverse de celle de la cellule qui s'opère apicalement. Il y aurait alors une sécrétion nucléaire et une sécrétion cytoplasmique polarisées en sens inverses !

Le noyau, très polymorphe, contient des nucléoles massifs qui tendent à s'agréger, tandis que les grains de chromatine sont uniformément distribués dans le nucléoplasme. La membrane nucléaire, en dépit de ses contours irréguliers, demeure très nette.

La cellule, à ce stade, rejette une partie de sa sécrétion. A travers l'intima filtrent de nombreuses gouttelettes qui tombent dans la lumière

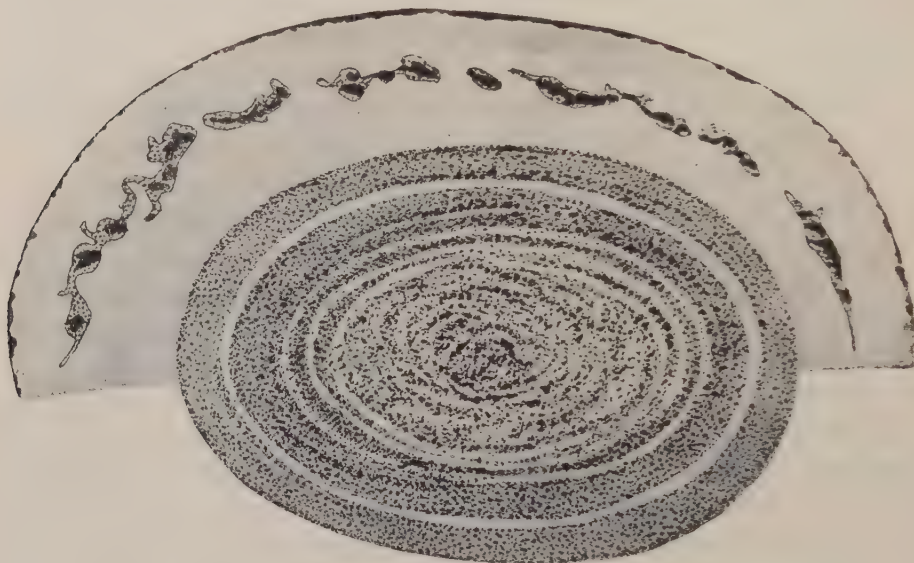


FIG. XVII. *Hydropsyche* sp. Coupe transversale d'un tube producteur montrant dans sa cavité des zones concentriques correspondant aux apports successifs de soie (Bo. Hollande; Hématox. Prenant $\times 500$).

de la glande, gouttelettes homogènes et claires. Elles se colorent à peu près comme le hyaloplasme de la cellule séricigène.

Ce stade est très important à considérer, car il marque le début d'un cycle sécrétoire. En effet, le rejet de la substance sécrétée par la cellule séricigène se fait, non pas d'une façon continue, mais bien par émissions successives entrecoupées de repos. Nous en trouvons la preuve d'une part, dans de fréquentes figures de glandes incomplètement remplies et ne rejetant cependant aucun sécrétat au niveau de l'intima, d'autre part, dans la structure de certaines portions de soie qui, dans la lumière glandulaire, montrent des zones parfaitement concentriques dont chacune d'elles a une affinité tinctoriale qui diffère légèrement des autres. Ces zones correspondent aux apports successifs de sécrétats qui s'accolent aux précédents (fig. XVII).

Nous insistons sur le fait que ces « cycles sécrétoires », aussi bien chez les Trichoptères que nous étudions que chez les Lépidoptères déjà vus, ne sont pas en relation avec les mues.

Dans le cas observé ici, le tube glandulaire est à peu près vide; les gouttelettes qui traversent l'intima le rempliront peu à peu.

A un stade plus avancé (pl. II, fig. 13), on retrouve la même disposition des enclaves. Le noyau est toujours aussi parfaitement clos et renferme de nombreux nucléoles. La sécrétion emplit alors à peu près la cavité glandulaire. Elle est faite d'une masse compacte, mais vacuolisée au centre et bordée périphériquement d'un liséré plus clair contenant des corpuscules colorés vivement par l'hématoxyline.

2° *Post-sécrétion*. — Abordons enfin l'étude du stade ultime. La cellule séricigène a achevé sa sécrétion. La post-sécrétion est caractérisée chez les Trichoptères par la présence de vacuoles basales qui n'atteignent jamais la zone moyenne de la cellule. Elles correspondent bien, semble-t-il, à l'évacuation des granules sidérophiles si apparents pendant la mise en charge; nous pouvons assurer en tous cas qu'elles se trouvent sur leur emplacement. Nous donnons de ce stade deux images qui, d'ailleurs, correspondent à deux périodes différentes. Sur la figure XVIII *b*, la cellule séricigène, vidée en partie, laisse filtrer au niveau de l'intima les dernières gouttes de sécrétion que le cytoplasme contient, gouttes qui, elles, sont fortement chromatiques. Il y a donc une relation certaine entre la substance basale disparue et la sécrétion qui s'écoule. Rappelons que dans la glande en sécrétion, la zone basale est chargée d'éléments chromatiques. Ici, ils se sont déjà dissous dans la zone apicale de la cellule et s'éliminent à travers l'intima chitineuse.

Enfin, dans une glande épuisée, le cytoplasme est vacuolisé; les noyaux contiennent encore nucléoles et microsomes.

Nous n'avons pu sérier avec certitude l'évolution du noyau. En général, il est polymorphe pendant la mise en charge et pendant la période d'activité sécrétoire, de taille plus réduite et de contours moins sinueux lorsque l'intérieur du tube glandulaire est déjà rempli. Néanmoins, nous ne pouvons généraliser; il nous a été donné d'observer dans ce dernier cas des noyaux finement lobés. Nous voyons, par exemple, sur la figure XVII que la lumière de la glande est encombrée au maximum d'une substance très dense et non homogène; il ne paraît pas qu'elle puisse en contenir davantage. Cependant, les noyaux ont des lobes très fins et compliqués.

Une observation analogue est à faire pour les nucléoles; dans la

majorité des cas, ils sont peu importants dans les noyaux de glandes épuisées, mais quelquefois, au contraire, gros et nombreux, ils y occupent encore une place importante dans le noyau. D'où la grande difficulté de généraliser et de donner un schéma simple et fidèle des processus sécrétoires.

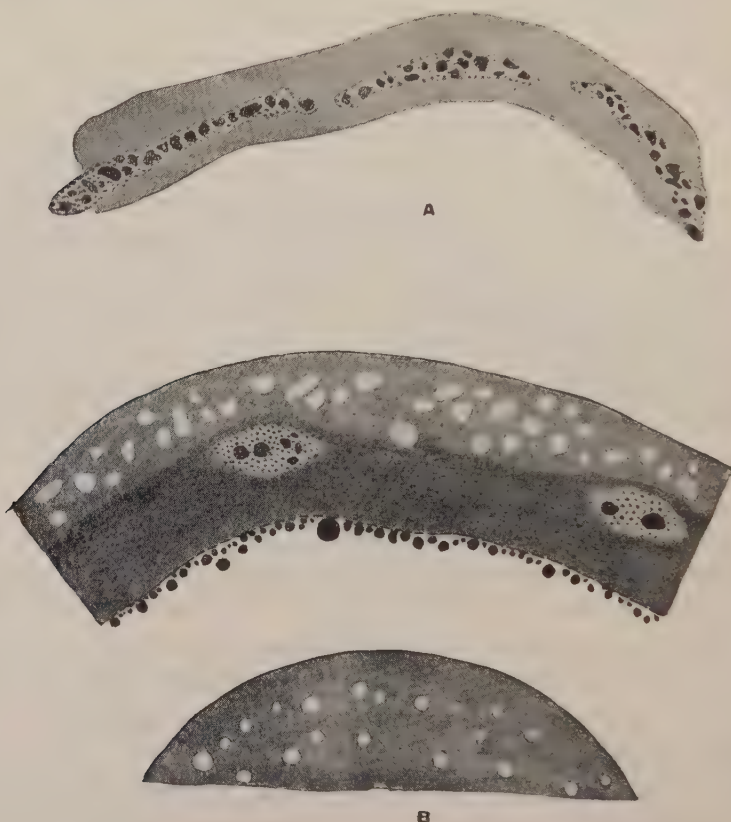


FIG. XVIII. A, *Philopotamus* sp. Noyaux du tube producteur (Hirschler G, Hématox. Prenant $\times 700$). B, *Phryganea* sp. Tube producteur. Vacuoles basales, gouttes de sécrétion tombant dans la cavité glandulaire contenant déjà de la soie (Flemming acétique; Hématox. Prenant $\times 1000$).

Passage de la sécrétion du corps cellulaire dans la cavité glandulaire. — Il est indiscutable que la soie suinte à travers l'intima qui est mince et dont les épaisissements dessinent un fin treillissage. Nous avons déjà signalé (fig. XVIII b) les grosses gouttes passant du protoplasme dans la cavité, gouttes régulières ou masses arrondies bien individualisées. Si parfois une lame fluide borde l'intima du côté de la lumière, elle ne l'accompagne pas toujours, comme nous l'avons observé chez les Lépidoptères.

États de la soie dans la cavité glandulaire. — Dans la lumière de la glande, la soie apparaît sous deux aspects différents qui correspondent, semble-t-il, à l'intensité variable de la sécrétion.

1^o Une masse compacte et centrale bordée d'une couche vacuolisée, parsemée de quelques blocs ou masses qui se détachent de l'intima. La glande qui la contient est en pleine élaboration.

2^o La sécrétion est suspendue. La larve a sa glande bourrée d'une soie d'aspect grenu. On y distingue plusieurs couches qui correspondent vraisemblablement à des apports successifs et discontinus, liés à des périodes de sécrétion entrecoupées de repos (fig. XVII).

Enfin, le brin de soie présente quelquefois en son centre une colonne vacuolisée, entourée d'une matière très dense. Nous ne donnons pas ce dernier aspect comme caractéristique, mais l'avons néanmoins observé plusieurs fois.

III. — GLANDES CÉPHALIQUES CHEZ LES LÉPIDOPTÈRES ET LES TRICHOPTÈRES

On se doit de fixer la valeur anatomique des glandes séricigènes. A cet égard, les données de l'anatomie comparée fournissent des renseignements de valeur.

Il existe dans la tête des Insectes de nombreuses glandes qui semblent avoir une répartition métamérique. Rappelons que le métamère de l'Arthropode a la constitution théorique suivante : un neuromère, deux sacs coelomiques et une paire de néphridies ou organes segmentaires auxquels s'ajoute, bien entendu, une paire d'appendices biramés.

Les anatomistes qui se livrent aux spéculations phylogénétiques admettent que les néphridies ont disparu en totalité ou ont persisté au niveau de certains segments céphaliques. La glande verte des Crustacés appartient au segment antennaire et représente anatomiquement et physiologiquement une néphridie. La glande maxillaire qui appartient au segment des premières mâchoires semble avoir la même valeur.

On croit avoir retrouvé des néphridies chez les Insectes. BRUNTZ (1908), en particulier, décrit chez les Thysanoures un rein labial fait d'une paire de saccules et d'une paire de tubes en labyrinthe venant déboucher par un canal commun à la face interne et à la base du labium.

L'homologie des glandes céphaliques métamériques avec des néphridies ou des reliquats néphridiens est douteuse. On sait, en effet, que certaines de ces glandes sont d'origine ectodermique, ce qui n'est pas le cas des néphridies qui, elles, ont une origine mésodermique mais d'autre part, quel que soit le peu de signification que l'on doive accorder à l'absorption de tel ou tel colorant, il n'en est pas moins vrai que par leurs propriétés à l'égard de certaines de ces substances, les glandes céphaliques peuvent se rapprocher physiologiquement d'un organe excréteur. C'est, en particulier, le cas du rein labial des Thysanoures dont le sacculé élimine le carmin ammoniacal et le labyrinthe, le carmin d'indigo.

Nous examinerons ici le cas des Lépidoptères et des Trichoptères que nous avons étudiés particulièrement. Les représentants de ces deux ordres possèdent deux paires de glandes céphaliques¹ : une paire de glandes mandibulaires et une paire de glandes labiales.

Les glandes mandibulaires chez les Chenilles sont connues sous le nom de glandes salivaires; elles sont hypertrophiées dans certaines espèces (par exemple : glandes à essence du *Cossus cossus*). En fait, ces glandes sont d'un grand polymorphisme. Nos observations le montrent clairement. Ainsi la glande salivaire (mandibulaire) du Ver à soie a une histologie très différente de la glande segmentairement homologue du Trichoptère.

Les glandes labiales chez les Trichoptères et chez les Lépidoptères sont les glandes séricigènes; elles ont, il est presque inutile de le dire, une origine paire et ont pour point de départ deux invaginations ectodermiques qui s'unissent par leurs extrémités au cours du développement. Chez la plupart des Insectes, on les nomme « glandes salivaires »². Ces appellations physiologiques sont à proscrire, car nous ignorons le rôle de ces glandes. Il est à présumer que les unes jouent un rôle dans la digestion, tandis que les autres n'y interviennent en aucune façon. Ainsi, nous avons là une nouvelle preuve que des organes homologues n'assument pas obligatoirement la même fonction.

Nous étudions dans ce chapitre les glandes mandibulaires des Lépidoptères et des Trichoptères et aussi la glande de LYONET, glande annexe de la glande labiale des Lépidoptères dont l'interprétation est difficile.

1. Chez divers Trichoptères des glandes maxillaires ont été signalées (HENSEVAL, 1897) chez *Anabolia*. Nous ne les avons pas trouvées dans les espèces dont nous avons disposé.

2. OKA (1930) homologue les glandes de soie des Lépidoptères aux glandes salivaires des Libellules et des Hémiptères.

1. — Les glandes mandibulaires

Comme type de Lépidoptère nous continuons à prendre le Ver à soie ; quant au Trichoptère étudié ici, c'est un *Philopotamus* pris dans un ruisseau aux eaux froides des environs de Clermont-Ferrand.

Les glandes mandibulaires ou glandes salivaires du Ver à soie se présentent sous forme de deux tubes ambrés, translucides, minces et longs de 1 cm. environ, situés très antérieurement dans la tête et s'ouvrant dans la cavité buccale, à la base des mandibules. Quelques trachéoles courent à leur surface. Les cellules glandulaires s'engrènent les unes dans les autres et entourent régulièrement le canal excréteur. Déjà, par l'examen *in vivo*, il est possible de distinguer les noyaux, mais c'est en coupe transversale que la structure de la glande apparaît en toute netteté.

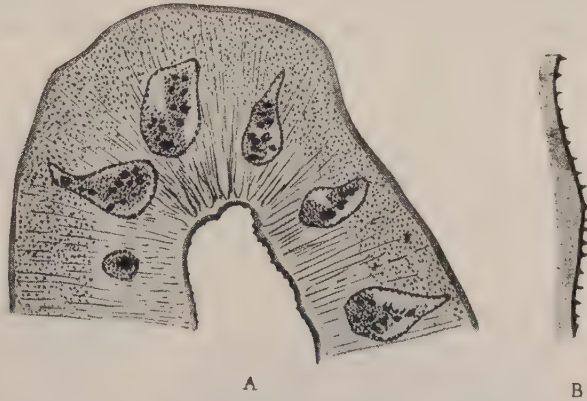


FIG. XIX. A, *Sericaria mori*. Glande salivaire. Épithélio-fibrilles prenant leur insertion sur la basale mais n'atteignant pas l'intima $\times 620$. B, Intima de la glande salivaire (Bo. Hématox. Prenant $\times 3000$).

Mesurant de 120 à 180 μ de diamètre dans un Ver du 5^e âge, cette glande est entourée d'une basale hétérogène comme celle déjà décrite (p. 16) dans la glande séricigène. La *tunica propria* manque. En revanche, l'intima (fig. XIX A et B.) est formée d'une lamelle chitineuse dentée vers la lumière et doublée intérieurement d'une couche prenant le vert-lumière dont nous ignorons la nature chimique exacte. Le diamètre intérieur du tube est faible, 25 μ environ. Rappelons, pour comparaison, que la lumière du tube conducteur d'un Ver à soie du même âge mesure 120 μ .

Les noyaux affectent des formes diverses. Assurément, ils ne montrent pas les lobes excentriques des cellules séricigènes, mais les formes en fourche, en trident même ne sont pas rares. Généralement, les noyaux sont situés plus près de la basale que de l'intima et leurs parties effilées sont toujours opposées à la cavité glandulaire. Ils renferment des nucléoles

volumineux, disséminés parmi des grains de chromatine arrondis; ces microsomes répartis régulièrement à l'intérieur du noyau sont cependant quelquefois massés les uns contre les autres et comme agglutinés. Nous les avons aussi observés tout contre la membrane nucléaire (fig. XIX, A).

Le cytoplasme, de la basale à l'intima est parcouru par des épithéliofibrilles dont la disposition est réellement particulière. Elles prennent leur insertion sur la basale, puis se rassemblent en faisceaux qui se terminent en cônes, non loin de l'intima, en plein cytoplasme. Ces travées fibrillaires, si solidement fixées à une de leurs extrémités semblent libres du côté interne. Ce dont nous sommes sûre, c'est qu'elles drainent

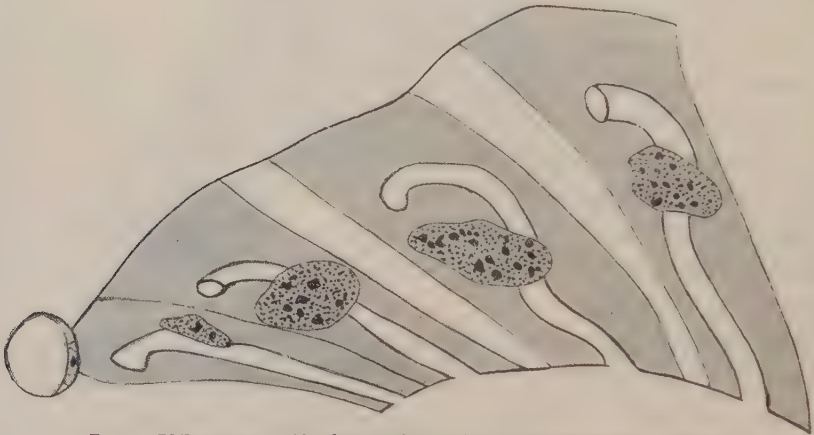


FIG. XX. *Philopotamus* sp. Glande mandibulaire (Bo. Hématox. Prenant $\times 2000$).

la sécrétion qui aboutit à l'intima par des sortes de canaux parallèles.

Des granulations sidérophiles, visibles surtout après des fixations osmiques, mais obtenues aussi à l'hématoxyline après de simples fixations au Bouin, sont disposées le long de ces épithéliofibrilles et abondantes dans la zone basale. Ces corpuscules punctiformes ressemblent à des mitochondries.

En aucun point de la glande, nous n'avons observé la pénétration de trachées.

Le liquide sécrété par les glandes salivaires est très fluide. Nous supposons qu'il traverse la mince couche cuticulaire bien que cette dernière ne soit perforée à aucun niveau.

Très différentes des précédentes sont les glandes mandibulaires d'un

Philopotamus. Chacune d'elles est un tube hélicoïdal parcouru en son centre par un canal. Un grand nombre de cellules disposées côte à côte entourent régulièrement la cavité de la glande où se déverse la sécrétion. Chaque cellule d'une hauteur de $30\ \mu$ et d'une largeur de $12\ \mu$ renferme un noyau de forme régulière et sphérique. La chromatine y est pulvérisée en microsomes comme chez le Ver à soie; mais les nucléoles y ont moins d'importance et se différencient plus difficilement du reste du contenu nucléaire. Le cytoplasme est finement granuleux. Enfin, la sécrétion à l'intérieur de chacune des cellules est captée par un canal intracytoplasmique qui prend naissance un peu au-dessus de la basale et aboutit directement à la cavité de la glande (fig. xx).

2. — Les glandes de Lyonet

Avec les glandes de Lyonet, appelées glandes de FILIPPI par certains auteurs, nous terminons l'étude des glandes céphaliques des Chenilles. Chez elles en effet, et chez le Ver à soie en particulier, existent trois groupes de glandes : les glandes mandibulaires ou salivaires, les glandes labiales ou séricigènes et annexées à ces dernières, les glandes de Lyonet. Constantes chez les Lépidoptères, nous ne retrouvons pas, en toute certitude, celles-ci chez les Trichoptères (voir p. 47).

Au point de jonction des tubes conducteurs de la soie se tiennent deux glandes munies chacune d'un canal excréteur propre (fig. XXI). Elles sont difficiles à extirper intactes à cause de leur position très antérieure dans la tête. C'est LYONET (1760) qui, le premier, les a découvertes chez le *Cossus cossus*; FILIPPI (1850), naturaliste ita-

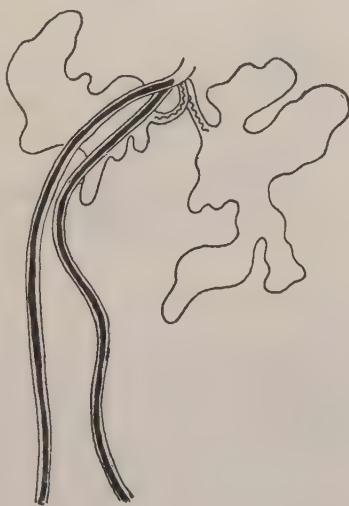


FIG. XXI. *Serica mori*. Point de jonction des tubes conducteurs et des canalicules des glandes de Lyonet observé sur le vivant.

lien, a reconnu leur nature glandulaire. Verson (1917), qui est le dernier à avoir repris leur étude, rapporte que Tichomirov les considérait comme une seconde paire de glandes séricigènes restées rudimentaires; il ne partage d'ailleurs pas cette opinion et en fait des glandes exuviales.

Ces organes présentent évidemment un intérêt particulier. On connaît peu d'exemples de glandes annexées à d'autres et ici, c'est le cas. Les glandes de LYONET ont, avec les glandes séricigènes, des rapports qui rappellent tout à fait ceux des glandes postérieures avec les glandes labiales ou reins des Thysanoures.

Chaque glande est multilobée, rameuse, polynucléée ou peut-être munie d'un noyau extrêmement ramifié. De chaque glande part un canal excréteur qui aboutit non loin du point de jonction des tubes conducteurs de la soie. Ces canaux se continuent en décrivant plusieurs sinuosités à l'intérieur du cytoplasme fortement vacuolisé. La cavité de chaque glande contient une sécrétion acidophile d'apparence peu fluide. Les glandes de Lyonet sont si antérieures que leur sécrétion est déversée dans l'ultime portion du canal conducteur, non loin de la filière. La cuticule de ces glandes est en continuité avec celles des tubes conducteurs, mais sa structure est différente. Une série de préparations nous ont permis de constater que sa chitine s'épaissit seulement par endroits de façon à former un treillisage. Dès lors, il semble que la sécrétion puisse s'écouler dans les interstices cuticulaires et se joindre au brin de soie. Mentionnons d'ailleurs la terminaison en cul-de-sac du canal propre à chaque glande.

IV. — SÉCRÉTION DE LA SOIE PAR DES GLANDES SPÉCIALISÉES MAIS NON CÉPHALIQUES

Après la sécrétion de la soie par des glandes céphaliques chez les Lépidoptères et les Trichoptères, nous étudierons maintenant cette sécrétion par des glandes spécialisées non céphaliques. Nous prendrons pour exemple : les glandes annexes de l'appareil génital femelle d'un Coléoptère, l'Hydrophile (*Hydrophilus pistaceus* Lap.) et les glandes tarsiennes d'un Embioptère (*Monotylota (Embia) ramburi* Rims.-Kors.).

1. — Sécration de la soie par les glandes annexes de l'ovaire chez l'Hydrophile

L'Hydrophile, Insecte aquatique, se nourrit de végétaux à l'état d'imago et pond au mois de juin des œufs nombreux (50 environ) qu'il enferme dans une coque ovigère. Il la fixe à la face inférieure d'une feuille ou sur un rameau immergé et termine cette sorte de nacelle, longue de 2

à 3 cm., par un éperon qui fait saillie hors de l'eau. Cette coque est faite d'un fil de soie très blanche qui est sécrétée par des glandes annexées à l'ovaire.

Les glandes annexes des organes génitaux femelles de l'Hydrophile



FIG. XXII. *Hydrophilus pistaceus*. Coupe transversale de l'oviducte et des quatre glandes séricigènes (demi-schématique $\times 40$).

ont été, à notre connaissance, peu étudiées. F. MIGER (1809) donne la description de ce qu'il appelle les filières du Grand Hydrophile et rapporte une observation minutieuse du phénomène de ponte. DUFOUR (1826) parle, sans précision d'ailleurs, d'une glande sébacée insérée à l'origine de l'oviducte. BROCHER (1913) décrit, en détail, la biologie de l'Hydrophile, et fournit quelques renseignements sur la coque ovigère.

Mais si ce cocon de l'Hydrophile a été bien étudié, il n'en est pas de même de l'appareil qui en produit la substance.

I. — ANATOMIE DES GLANDES ANNEXES DE L'OVAIRE DE L'HYDROPHILE

L'appareil génital femelle de l'Hydrophile se compose de deux ovaires d'où partent deux oviductes qui convergent l'un vers l'autre et se

réunissent en un canal commun, vecteur des œufs. A la base de chaque ovaire, quatre glandes en tubes terminées en cul-de-sac débouchent directement dans l'oviducte correspondant. Ces glandes tubulaires sont des organes séricigènes (fig. XXII).

A l'examen microscopique, ces tubes, d'une longueur de 1 cm. environ, ont un aspect rugueux, irrégulier; en effet, leur surface extérieure est soulevée de multiples petites bosses. Ces saillies sont entourées de fibres musculaires et de nombreuses ramifications trachéennes et trachéolaires. Les trachées s'étalent à leur surface, s'insinuent même profondément entre les lobes mais ne semblent pas pénétrer dans le cytoplasme glandulaire. Quelques trachéoles paraissent s'infiltrer dans les cellules elles-mêmes, mais sur les coupes, nous n'avons pu les retrouver à l'intérieur du cytoplasme. Les muscles se différencient en muscles longitudinaux parallèles aux génératrices du cylindre et en muscles circulaires fortement apparents à la base des lobules qu'à cause de leur configuration nous avons comparés à des cryptes de régénération.

Nous sommes à même d'expliquer cette topographie. A l'origine, la glande annexe de l'ovaire serait un simple tube entouré de muscles circulaires et longitudinaux qui l'enfermeraient étroitement à la manière d'une gaine résistante. Lorsque la glande s'accroît, elle se heurte à des parois peu extensibles et ne peut augmenter sa surface qu'en poussant des saillies entre les sangles musculaires. Nous désignerons ici ces saillies, ces boursoufflures sous le nom de cryptes ou lobules; elles sont solidement maintenues par les muscles au travers desquels elles se sont frayées un passage.

II. — CYTOLOGIE

Les cellules séricigènes sont de taille variable, beaucoup plus hautes que larges et accolées étroitement les unes contre les autres.

a) *Les membranes.* — La cellule sécrétrice porte vers l'extérieur une membrane basale assez épaisse, fortement colorable par le vert-lumière, et contre laquelle s'appliquent muscles et trachées. Du côté apical de la cellule, la membrane est très mince; il ne saurait y avoir d'intima chitineuse, la glande étant d'origine mésodermique. Quant aux membranes intercellulaires à direction radiaire, elles sont parfaitement nettes et se distinguent facilement des nombreuses tonofibrilles qui parcourent la cellule parallèlement à son grand axe.

b) *Le noyau.* — Le caractère le plus marquant de ces glandes est

assurément le nombre énorme de noyaux serrés et alignés, formant ainsi des surfaces nucléaires compactes. La masse nucléaire est importante dans l'épithélium sécréteur parce que le nombre des cellules est considérable et que dans chacune d'elles le rapport $\frac{N}{P}$ a une valeur élevée (0,25 environ, quelquefois plus).

De forme arrondie ou légèrement ovoïde, le noyau mesure de 6 à 9 μ . Accolés à sa membrane, parfaitement nette, se trouvent des encroûtements chromatinien. On distingue, vers le centre, un ou plusieurs nucléoles. La coloration de Mann, répétée de nombreuses fois, nous a toujours donné les mêmes images (fig. XXIII) : au centre, des granulations ou blocs pourpres et contre la membrane des masses bleues. Il n'y a donc aucune hésitation sur la nature des enclaves nucléaires.

Les nucléoles affectent des formes très variées, tantôt arrondis, tantôt rétrécis en leur centre comme s'ils allaient se scinder, tantôt de contour anguleux. Il nous a été permis d'observer, dans leur masse ou appliqués contre eux, des grains de chromatine qui leur confèrent

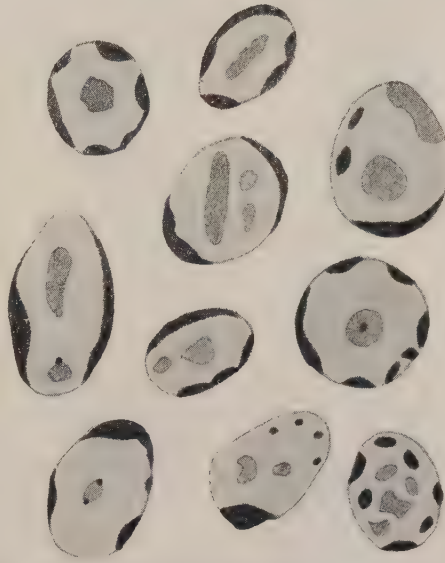


FIG. XXIII. *Hydrophilus pistaceus*. Différents aspects du noyau des glandes annexes séricigènes. La chromatine est représentée en noir, la pyrénine en gris (Fix. au sublimé acétique, méthode de Mann $\times 3000$.)

ainsi la valeur d'un amphinucléole. Enfin, dans de très rares cas, nous avons vu le nucléole accolé lui-même à la membrane nucléaire.

La chromatine est également polymorphe. Sur le pourtour du noyau, elle s'étale parfois et s'applique contre la membrane. Sa masse totale dépasse de beaucoup celle de la substance nucléolaire.

c) *Le cytoplasme*. — Le cytoplasme, d'aspect général fibrillaire, contient des inclusions de nature variée. La coloration vitale au rouge neutre fait apparaître de nombreuses petites vacuoles, uniformément réparties dans le cytoplasme qui, lui-même, se teinte souvent en rose d'une manière diffuse.

Quant au vert-Janus, il colore en premier lieu des vacuoles. Sa fixation par les mitochondries s'obtient plus difficilement. En revanche, l'imprégnation osmique du chondriome se réalise sans peine¹. Il se présente en grains isolés ou alignés, en filaments épais, en courts bâtonnets, parfois incurvés et renflés en massue aux extrémités. Ce dernier aspect, assez

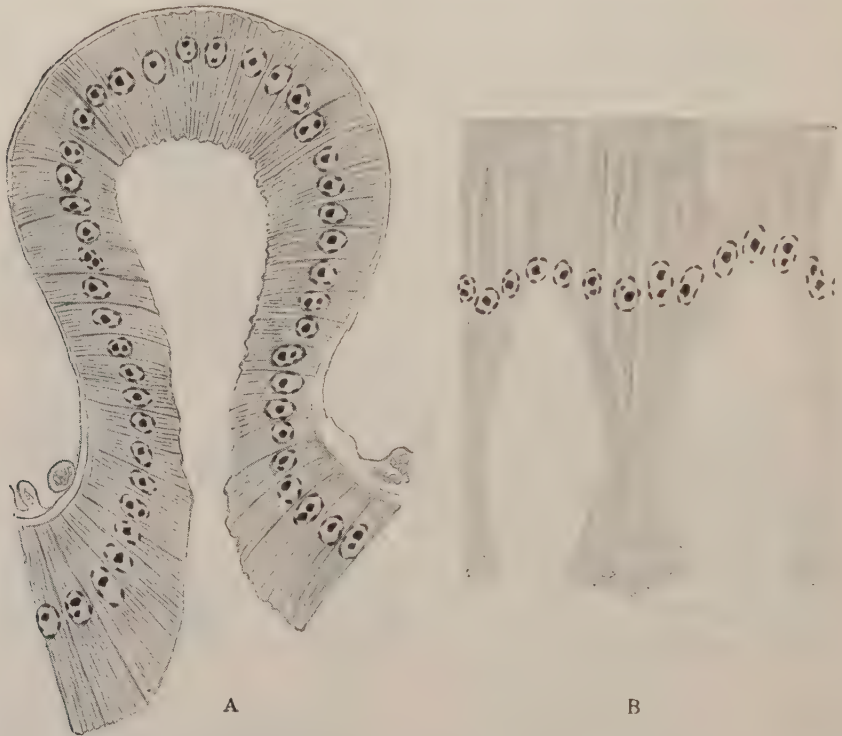


FIG. XXIV. *Hydrophilus pistaceus*. A, Coupe transversale d'une crypte. Tonofibrilles orientées radialement. B, Cellules groupées en faisceaux (Bo. Hématox. Prenant $\times 1150$).

fréquent, correspond probablement à des stades de multiplication (pl. III, fig. 16). Après une fixation au liquide de Champy, de nombreux granules répartis dans toute la cellule ont été mis en évidence. Ils appartiennent sans doute au chondriome, mais leur aspect différent de celui que donne l'imprégnation nous empêche d'être affirmative.

1. Cette imprégnation différente de celle employée pour l'appareil de Golgi s'obtient de la façon suivante: fixation de vingt-quatre heures à la glacière dans un liquide contenant: Os O⁴ 2 p. 100, 1 vol.; acide chromique 1 p. 100, bichromate de potassium 3 p. 100, en parties égales, 3 vol. Cette fixation (HIRSCHLER M) est suivie d'un lavage de douze heures à l'eau et d'une imprégnation à Os O⁴, 2 p. 100 à l'étuve 40°, pendant une durée variant de trois à cinq jours, suivant le matériel.

Après fixation à l'Hirschler G, nous avons imprégné électivement de nombreuses vésicules osmiophiles. Leur forme est comparable à celles décrites dans la glande séricigène des Lépidoptères et des Trichoptères; elles se présentent en croissant avec calotte chromophile recouvrant une gouttelette chromophobe, c'est-à-dire en forme de dictyosomes dont la taille n'excède guère 1μ 5. Ces dictyosomes sont, le plus souvent, répartis uniformément dans toute la cellule et orientés radiairement dans les coupes bien perpendiculaires à l'axe de la glande. Dans les préparations plus ou moins obliques, cet arrangement ordonné se voit moins bien, les vésicules semblent disséminées sans ordre dans le cytoplasme. Parfois (pl. III, fig. 17), la densité des dictyosomes est faible aux alentours de la basale. Leur abondance ou leur rareté à proximité du pôle basal a paru avoir quelque rapport avec la quantité de soie emplissant la cavité.

Le cytoplasme a une architecture spéciale; il paraît découpé en un grand nombre de compartiments par des travées qui sillonnent la cellule parallèlement à son grand axe (fig. XXIV A et B). Ces travées ne sont autre chose que des épithéliefibrilles que la méthode de Biondi nous a permis de déceler avec la plus grande netteté. Leur insertion sur la basale est certaine, tandis qu'elles se terminent à la partie apicale de la cellule sans toujours atteindre sa membrane limitante. Nous en reparlons dans un chapitre spécialement consacré aux tonofibrilles (p. 81).

III. — LA SÉCRÉTION

Ici, l'activité sécrétoire se manifeste autrement que dans les glandes labiales. Au polymorphisme et au gigantisme nucléaire s'opposent l'uniformité morphologique et le nombre élevé des noyaux.

Nous examinerons successivement : la mise en charge de la cellule et la cellule après sa sécrétion.

I. MISE EN CHARGE DE LA CELLULE. — Nous faisons entrer dans la mise en charge tous les stades précédant le rejet de la soie par la cellule élaboratrice. Ce n'est pas parce que la cavité glandulaire contient de la soie que le stade de mise en charge est dépassé; la glande, en effet, peut élaborer de la soie dans son cytoplasme et ne la déverser qu'à périodes discontinues dans la lumière glandulaire.

Nous avons prélevé des glandes annexes de l'ovaire en plein hiver; l'Hydrophile est alors loin de la ponte qu'il n'effectue qu'au mois de mai. Les Lépidoptères et les Trichoptères filent dès leur éclosion; l'Hydro-

phile, au début de sa vie imaginaire, n'a aucune substance dans la cavité des glandes séricigènes. Ce stade se trouve donc être un stade antérieur à la sécrétion.

Malgré de nombreux examens, nous ne sommes pas arrivés à assister à la formation de la sécrétion dans le cytoplasme. Peut-être la glande n'est-elle pas encore fonctionnelle, peut-être la sécrétion est-elle très fluide et peu chromophile et chemine-t-elle dans le cytoplasme sans que

nous puissions la déceler. Ce que nous pouvons assurer, c'est qu'aucune traînée ne s'observe aux alentours des noyaux, qu'aucune enclave n'est hypertrophiée. Mitochondries et corps de Golgi y sont abondamment représentés mais sans modifications appréciables. Restent les noyaux qui sont de contours parfaitement nets, de tailles sensiblement fixes. Leur contenu varie à peine à tous les stades de la sécrétion.

La morphologie de ces cellules n'a donc rien qui ma-

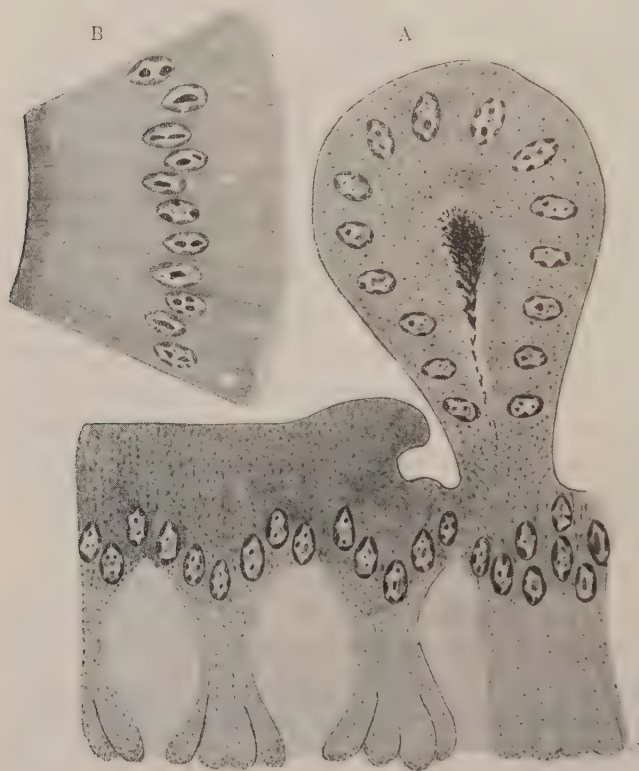


FIG. XXV. *Hydrophilus pistaceus*. A, Glande d'un individu sur le point de pondre. Granules chromatiques très abondants dans le cytoplasme (Fix. : Hirschler G, Hématox. Prenant). B, Glande d'un individu n'ayant plus que la pointe terminale de son cocon à tisser. On remarquera les vacuoles entre le noyau et l'intima ainsi que la lame de sécrétion située vers l'intima (Bo. Hématox. Prenant $\times 700$).

nifeste une activité sécrétrice à partir d'un organite déterminé.

Notons qu'à ce stade, les gaines ovigères sont loin d'être mûres et, d'après nos observations, croissance des œufs et élaboration de la soie marchent de pair dans le temps.

Plus intéressant doit être l'appareil séricigène d'Hydrophiles à un mois ou à quelques jours de la ponte (fig. xxv A). Les tubes annexes, à ce moment, sont remplis d'une substance jaunâtre, future soie du cocon. Elle a des affinités variables, tantôt éosinophile, tantôt colorable par le vert-lumière, tantôt présentant deux zones diversement teintées. Les noyaux, de même taille que précédemment, n'ont pas un contenu modifié. Les nucléoles ne sortent jamais des noyaux et d'ailleurs le cytoplasme ne contient rien qui leur soit homologable.

Les enclaves osmiophiles pullulent. Il y a des aspects particuliers sur lesquels il faut appeler l'attention. Contrairement à ce qui a lieu auparavant, la sécrétion devient visible à ce stade. Des fixations de 24 heures à l'Hirschler G, suivies de coloration à l'hématoxyline ferrique font apparaître de petites masses brunâtres, réparties sans ordre apparent dans le cytoplasme, masses nombreuses arrondies ou ovalaires, surtout abondantes du côté cellulaire basal, tandis que du côté apical des cellules et des cavités lobulaires se détachent (c'est en effet dans ces zones que la sécrétion est la plus visible) de fines aiguilles qui s'accolent et constituent par leur accumulation la substance compacte qui gagne la cavité (fig. xxv A).

Une fixation au Champy nous a, de même, révélé la présence de granulations très petites et serrées que nous ne savons homologuer à aucune autre enclave. Nous avons déjà dit qu'elles étaient difficilement comparables aux mitochondries; tout au plus en seraient-elles de pulvérisées.

Ces différentes images nous laissent penser que la masse sécrétée est assez osmio-réductrice, mais sa relation avec les enclaves osmiophiles elles-mêmes ne nous paraît pas certaine.

Précédemment, nous avons noté l'alignement régulier des cellules dans les stades de repos glandulaire. Nous remarquons dans les glandes en activité qu'elles sont souvent incurvées. Alors que les cellules des lobules toujours alignées laissent suinter la sécrétion dans la mince cavité qu'elles entourent, les autres, au contraire, s'arquent en forme de ponts ou mieux de corbeilles (fig. xxiv B et xxv A). Cette disposition en travées pourrait être provoquée par une stase de la sécrétion qui écarterait les cellules.

Le produit élaboré s'amasse quelquefois sous forme d'une bandelette (fig. xxv B) appuyée contre la face interne du tube glandulaire, sorte de zone claire, sans affinité tinctoriale précise.

II. LA CELLULE APRÈS SA SÉCRÉTION. — Nous avons prélevé des glandes d'Hydrophile n'ayant plus que la pointe terminale du cocon à tisser. La majeure partie de la soie a donc été expulsée. L'examen histo-

logique montre, en effet, une cavité glandulaire occupée seulement par quelques blocs granuleux de soie.

Trois faits doivent retenir l'attention. D'abord le cytoplasme est encore riche en enclaves osmiophiles, mais moins qu'aux stades précédents; le noyau est inchangé et le cytoplasme est vacuolisé dans sa partie bordant la cavité. Des boules de sécrétion tombent encore dans la lumière glandulaire et se joignent aux boules de soie acidophiles peu abondantes au centre. Ce cytoplasme vacuolisé témoigne probablement de l'existence d'un courant de sécrétion allant de la basale à l'intima. D'ailleurs, les fixations osmiques suivies de coloration à l'hématoxyline ne mettent plus en évidence à ce stade un aussi grand nombre des boules brunâtres que nous pensons être des boules de sécrétion (pl. III, fig. 18).

Quand l'Hydrophile a totalement achevé sa ponte et son cocon, les noyaux ne sont pas plus désorganisés que dans une glande en pleine activité et le cytoplasme renferme encore de beaux dictyosomes.

Cet ensemble de faits nous incite à voir, dans le cas de l'Hydrophile, une filtration élective de corps protéiques prélevés dans le sang, pour effectuer la séricigénèse.

La sécrétion ne paraît *jamaïs* en rapport avec des modifications nucléaires et se manifeste sous forme de globules ou de grains colorables à l'hématoxyline qui ne sont ni des mitochondries, ni des corps de Golgi. Sans doute y a-t-il diminution du nombre des dictyosomes dans la cellule ayant sécrété, mais s'il y a une relation entre sécrétion et dictyosomes, celle-ci ne peut être directe, la quantité de soie rejetée étant incomparablement plus grande que celle des corps de Golgi.

2. — Sécrétion de la soie par les glandes tarsiennes des Embiidés

Notre étude a porté sur une espèce commune dans les environs de Banyuls, *Monotylota (Embia) ramburi* Rimsk.-Kors. Les larves se nourrissent de débris végétaux; mais, en captivité, elles acceptent volontiers la farine. Comme dans la nature, elles vivent dans des tunnels faits de la soie que sécrètent en permanence les glandes contenues dans le tarse hypertrophié des pattes antérieures. Le tissage se fait grâce aux mouvements coordonnés de ces pattes.

Ce mode bien spécial de filature a attiré l'attention de divers chercheurs. MUKERJI (1927) rapporte dans son mémoire sur la morphologie

d'*Embia minor* que déjà cette question était discutée dans les travaux de GRASSI et SANDIAS (1898), MELANDER (1903), FRIEDRICH (1906), RIMSKY-KORSAKOV (1910), KRAUSS (1911), ENDERLEIN (1912), IMMS (1913).

Pour notre part, nous avons pris connaissance de l'état de la question dans les travaux très sérieux de RIMSKY-KORSAKOV (1914) et de MUKERJI (1927). Le premier de ces auteurs a étudié *Embia ramburi* et *Haploembia solieri* (Ramb.), le second *Embia minor*. L'étude anatomique de l'appareil fileur occupe dans ces ouvrages la plus grande place; il est vrai qu'elle est de tout premier intérêt. Nous l'avons reprise sur *Monotylota* (*Embia*) *ramburi* et y avons joint une étude cytologique.

I. — ANATOMIE ET HISTOLOGIE DE L'APPAREIL FILEUR

Le métatarse de la patte antérieure de *Monotylota*, remarquable d'ailleurs par son hypertrophie, contient, en totalité ou presque, l'appareil séricigène et fileur. L'appareil séricigène se compose de vésicules glandulaires communiquant à l'extérieur par des canalicules qui se terminent dans des poils disséminés à la face inférieure du tarse.

De forme ovoïde, légèrement aminci en avant, de 600 μ de longueur et 470 μ d'épaisseur en moyenne, le métatarse est porteur de trois sortes de poils déjà reconnues par RIMSKY-KORSAKOV (1914) : des poils courts et nombreux, en forme d'épines, très régulièrement répartis sur toute la surface de la glande; des poils moins acérés et plus longs, également disséminés à distances égales; enfin, des poils de 60 μ environ de longueur, épais, relativement clairsemés à la surface du métatarse, traversés en leur centre par un canal fin et rectiligne, se terminant en biseau à leur extrémité (fig. xxvi). Ces

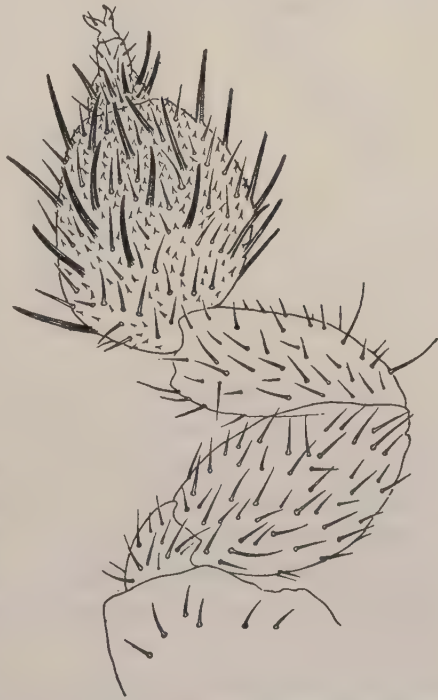


FIG. XXVI. *Embia* (*Monotylota*) *ramburi*. Patte antérieure. Sur les tarsi les poils fileurs sont les plus longs (Pièce traitée à la potasse $\times 60$).

derniers poils se rencontrent aussi sur l'article tarsien antérieur de la patte.

Le mince canal qui occupe la partie centrale de ces poils s'enfonce dans le tarse, serpente entre les appareils glandulaires, décrivant des courbes compliquées dont la longueur atteint quelquefois plus d'un millimètre. Les parois de ce canal de $4\ \mu$ environ de diamètre sont très minces et quelquefois légèrement plissées. Autour d'elles, nous n'avons vu de façon certaine ni tissu ni noyaux. Il s'agit de canaux chitineux, à paroi homogène, sans épaisissements spirales (fig. XXVII A). Chacun d'eux continue une ampoule complexe située dans la cavité de chaque glandule séricigène.

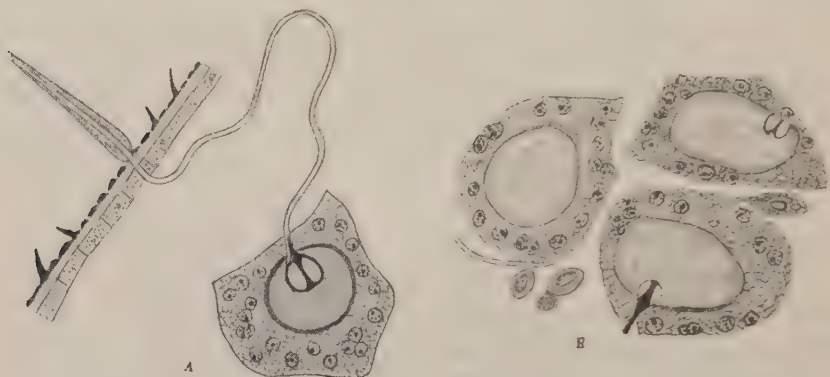


FIG. XXVII. *Embia*. A, Une glandule avec son ampoule et son canal évacuateur se terminant dans le poil fleur (Un peu schématisé). B, Glandules pleines de substance soyeuse hétérogène; globules sanguins entre les glandules (Bo. Hématox. Prenant $\times 500$).

L'histologie des organes producteurs de la soie a été étudiée sur des coupes d'épaisseur variant de 5 à $20\ \mu$. Elle est extrêmement curieuse. Les vésicules glandulaires sont, en réalité, des syncytiums entourant une cavité où s'amasse la soie. L'ensemble de ces glandules arrive à remplir le métatarse. Chaque glandule est comparable à une petite outre à paroi plurinucléée. La sécrétion se fait toujours vers la cavité, mais elle est si abondante que parfois la paroi s'amincit, cède et s'ouvre par une sorte d'embouchure d'amphore d'où la sécrétion s'écoule dans l'hémocoel du tarse. On a alors une image extraordinaire de syncytiums baignant, par leur face interne comme par leur face externe, dans de la soie. Souvent, dans les espaces qui s'étendent entre les îlots glandulaires, se tiennent des éléments sanguins (fig. XXVII B).

Les trachées se voient également bien; entre les glandules, il n'est pas rare d'en observer avec leurs noyaux. Nous avons cru, tout d'abord, que

le cytoplasme des syncytiums glandulaires et des glandules était parcouru en tous sens par une multitude de trachéoles. Sur des coupes très fortement colorées à l'hématoxyline et insuffisamment différenciées, des traînées faisaient penser à des touffes de trachéoles. Ce sont, en réalité, des vacuoles; car, ainsi que nous l'avons déjà dit, après des fixations à base d'acide acétique, le cytoplasme est très vacuolisé.

Nous devons signaler la présence de cellules, peut-être bien mobiles,

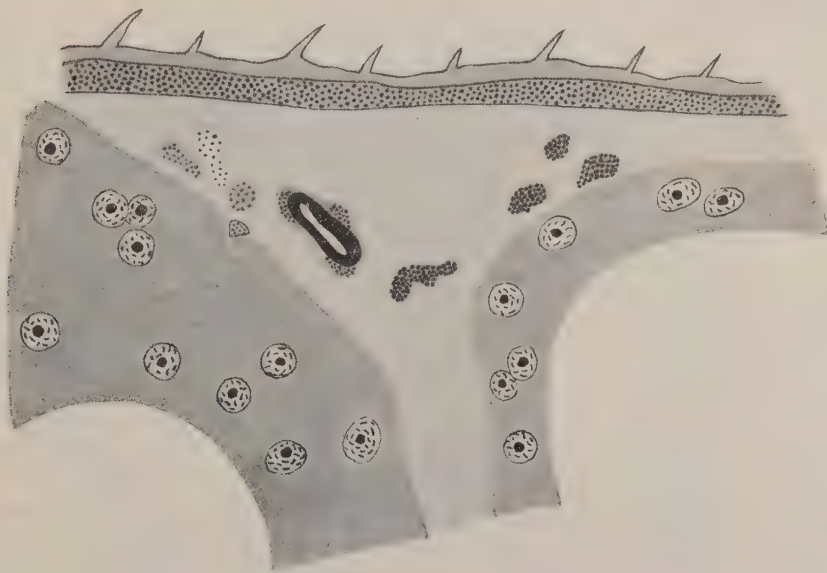


FIG. XXVIII. *Embia*. Portion de deux glandules. Au-dessus, l'hypoderme. Entre elles, des cellules granuleuses éosinophiles, une trachée (Bo. Hématox. Prenant $\times 1200$).

à noyaux longs et polymorphes qui, habituellement, se tiennent appliquées contre l'hypoderme, mais que nous avons également observées entre les îlots glandulaires (fig. XXVIII). Ces grosses cellules ont été vues, semble-t-il, par RIMSKY-KORSAKOV qui leur attribue une fonction qu'elles n'ont certainement pas, à savoir l'édification de nouvelles glandes.

II. — INTERPRÉTATION D'UNE GLANDULE ET DE SON AMPOULE

L'interprétation de chaque glandule et de son ampoule est très délicate. Voici l'hypothèse que nous proposons et qui nous paraît tout à fait vraisemblable.

Le point de départ de chaque syncytium séricigène est une cellule

glandulaire hypodermique. On sait qu'un grand nombre de glandes hypodermiques unicellulaires des Insectes contiennent un canal intracellulaire tapissé de chitine; ce canal, vers le centre de la cellule, se dilate en une ampoule que beaucoup d'histologistes assimilent à un réservoir.

La glande de la soie chez l'embryon d'*Embia* aurait pour origine

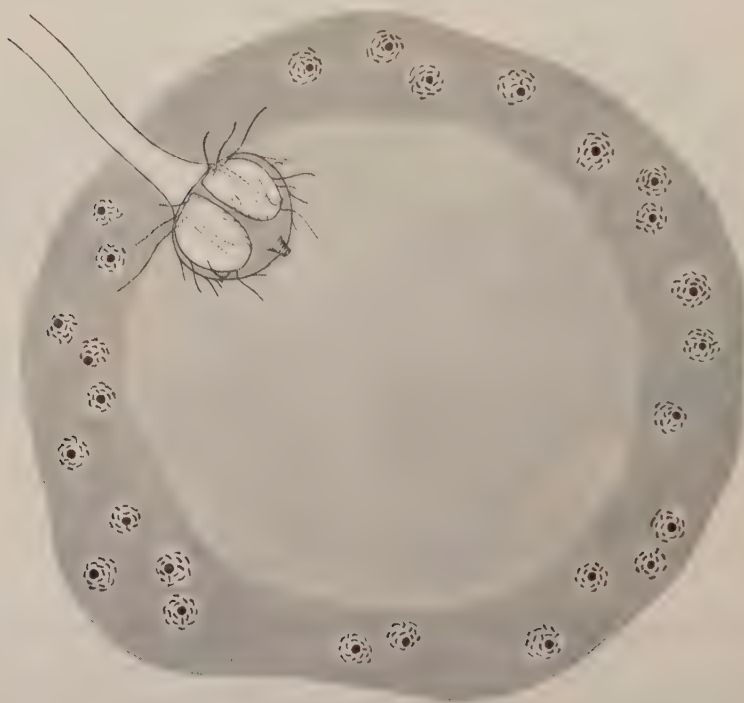


FIG. XXIX. *Embia*. Glandule et son ampoule.

une telle cellule, mais le noyau se multipliant sans qu'un découpage cytoplasmique s'ensuive, il se formerait autour du « réservoir » un syncytium qui remplacerait l'unique élément primitif. Ce syncytium sécrète si abondamment que la cavité du réservoir devient insuffisante pour recevoir la soie élaborée. Sous la poussée de la sécrétion, l'ampoule se décolle du cytoplasme. Bientôt, elle paraît toute petite dans la vaste cavité pleine de soie. Ainsi, on passe de la cellule glandulaire à canal et réservoir internes au syncytium qui limite une grande cavité remplie de soie (fig. XXIX).

Mais notre hypothèse n'explique pas tout; en particulier, elle ne rend

pas compte de l'allongement considérable du canal évacuateur qui n'est plus contenu dans le syncytium.

Rappelons cependant que RIMSKY-KORSAKOV, après avoir nié la présence de noyaux sur le parcours de ces canaux (1910) a fini par les apercevoir dans quelques cas où la soie remplissait les espaces interglandulaires (1914). Cette observation rend plausible notre hypothèse. Personnellement, nous n'avons pu établir avec certitude si des cellules accompagnent le canal, l'enveloppent et assurent ainsi sa croissance. A certains niveaux, nous avons cru discerner des noyaux le long de ces tubes mais comme ces derniers se trouvaient dans le voisinage immédiat de trachées, nous ne serons pas affirmative. Il se pourrait qu'il s'agisse de noyaux trachéens ou plutôt trachéolaires.

III. — CYTOLOGIE

A l'étude des membranes, du noyau, du cytoplasme, nous ajouterons dans ce chapitre, l'étude de l'ampoule qui a une structure très particulière.

LES MEMBRANES. — On ne peut, à proprement parler, employer ici le terme de membranes. En effet, une glandule typique se montre comme un îlot protoplasmique nu baignant dans un liquide sanguin ou soyeux. Du côté externe de la glandule, pas de membrane individualisée; du côté interne, bordant la substance déjà élaborée, on distingue, dans certains cas, une zone mince, colorable par l'hématoxyline. Cette ligne n'est pas continue et, de plus, elle est formée par une accumulation de petits granules très basophiles. Nous ne sommes pas fixée sur sa signification.

LE NOYAU. — Ici, comme chez l'Hydrophile, on est frappé par la grande abondance des noyaux, tous de forme globuleuse, de rares fois ovoïde, mesurant de 5 à 7 μ . Le nucléole y est gros, sphérique ou oblong; à lui seul, il mesure de 2 à 3 μ . La chromatine se retrouve ici encore sous un état dispersé. Les masses chromatiniennes, arrondies ou anguleuses, mesurent moins d'un μ (fig. xxx A). La membrane nucléaire ne fait jamais défaut. Dans certaines portions du cytoplasme, nous avons observé des noyaux si abondants qu'ils se touchaient.

LE CYTOPLASME. — Le cytoplasme est d'une étude délicate. Après des fixations au Bouin à l'urée, suivies de la triple coloration de Prenant, on observe dans un plasma éosinophile de nombreux grains chromatiques de fort petite taille, régulièrement répartis (fig. xxx B). Parfois, le cytoplasme apparaît vacuolisé (fig. xxx C).

Vacuoles et granulations chromatiques sont les seules enclaves que nous ayons pu voir. Nous avons appliqué aux glandes tarsiennes les techniques mitochondriales et golgiennes sans résultat. Sans doute, nous avons obtenu, par l'osmium, l'imprégnation de vésicules, mais la pureté

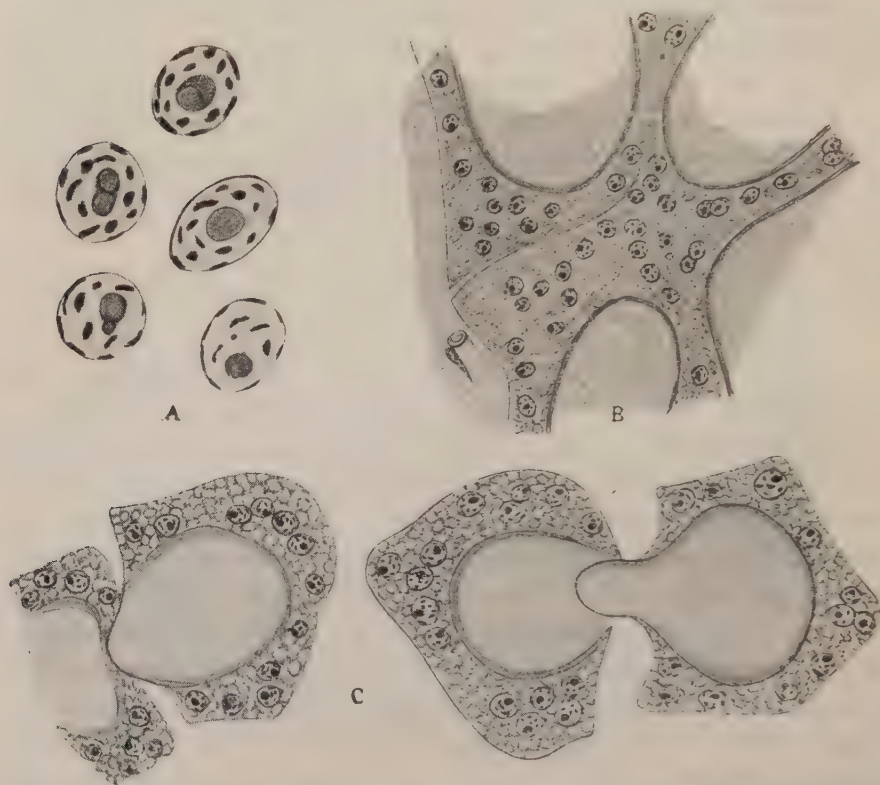


FIG. XXX. *Embia*. A, Noyaux des vésicules séricigènes. Nucléole central parfois hétérogène et chromatine dispersée (Sublimé. Col. de Mann $\times 2400$). B, Syncytium provenant de la fusion de plusieurs glandules. Cytoplasme non homogène, noyaux très nombreux (Bo. Hématox. Prenant $\times 400$). C, Glandules fusionnant leurs contenus (Bo. Hématox. Prenant $\times 600$).

de la préparation laissant à désirer, nous n'en tenons pas compte et sommes obligée d'avouer notre ignorance sur les constituants cytoplasmiques. A notre décharge, nous ferons valoir que l'hypoderme très épais de la patte s'oppose à la pénétration des solutions fixatrices qui ne contiennent pas d'acide acétique.

La méthode des colorations vitales nous aurait beaucoup aidée; pour la même raison que plus haut, elle est quasiment inapplicable.

L'AMPOULE. — L'ampoule, appareil capteur et conducteur de la

soie, se tient au sein même de la sécrétion, dans les cavités des glandules, étroitement accolée au cytoplasme auquel elle adhère par des filaments et par le tube qui la prolonge.

Schématiquement, cet appareil se compose d'une tête prolongée par un canal (fig. XXIX et XXXI). Cette tête est comparable à la crépine qui coiffe une prise d'eau. Elle est formée de cinq trabécules épais, ses incurvées en arc de cercle, se réunissant aux deux pôles opposés. Elle rappelle

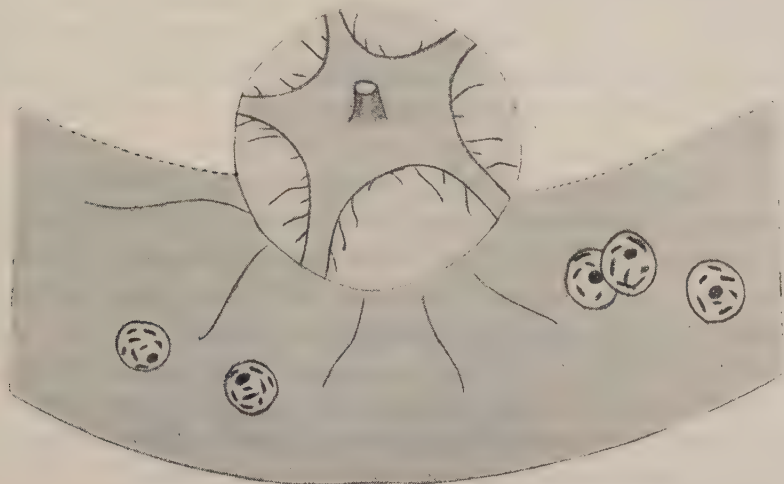


FIG. XXXI. *Embia*. Ampoule vue par-dessous ($\times 1500$).

un peu une sphère armillaire. Vers le pôle interne, un orifice polaire. A la partie inférieure, une collerette entoure la base des travées, collerette garnie de longs filaments grêles. Ces filaments semblent jouer un rôle d'appareil d'accrochage. Ce sont eux, en effet, qui reposent et s'appliquent fortement sur le protoplasme, s'insinuant même parfois en lui. Des travées radiaires partent aussi des filaments nombreux, plus grêles, mais moins longs et moins raides, comparables à une chevelure.

Souvent, la coupe intéresse l'ampoule qui apparaît alors comme une étoile à cinq bras, entre lesquels s'étendent les filaments déjà mentionnés par groupes de trois ou quatre.

Si nous entrons dans le détail de la structure de cette ampoule, c'est que RIMSKY-KORSAKOV l'avait très imparfaitement comprise.

IV. — LA SÉCRÉTION

La soie de l'*Embia* se différencie des éléments cellulaires par son affinité pour le vert-lumière.

RIMSKY-KORSAKOV a décrit quatre types de glandes; sa classification repose sur la localisation de la sécrétion. Nous reconnaissons avec lui qu'il est des glandules à lumière centrale (pl. IV, fig. 24), alignées les unes à côté des autres et des syncytiums de grande taille couvrant de larges surfaces et provenant de la fusion de plusieurs glandules contiguës (Pl. IV, fig. 25). Dans ces deux cas, la soie occupe toujours une position intraglandulaire. Il est deux autres cas où les plages syncytiales montrent des espaces intermédiaires contenant, soit de la soie, soit du sang (Pl. IV, fig. 26).

Nous avons cru tout d'abord, comme RIMSKY-KORSAKOV, que la soie pouvait être expulsée à la fois par la face interne et par la face externe du protoplasme glandulaire. Un examen plus approfondi nous a permis de constater que *la soie ne passait dans les espaces intermédiaires que lorsque les glandules éclataient* par dilatation progressive de leur cavité. Cette rupture libère le contenu soyeux qui, alors, remplit les espaces interglandulaires. Quand des glandules en apparence parfaitement délimitées baignent dans la soie l'examen de la série des coupes révèle toujours une interruption en quelques points de leur surface.

La soie, à notre avis, est toujours élaborée dans un sens déterminé, à savoir de l'extérieur à l'intérieur des glandules.

Nous avons assisté, en suivant une glandule à ses divers stades, à l'accumulation de la soie. Il est certain que l'*Embia*, qui file durant toute sa vie, rejette une quantité considérable de substance soyeuse. Si l'arrangement des glandules est différent suivant l'intensité de la production ou mieux de l'accumulation de la soie, il n'en est pas de même du cytoplasme lui-même, qui garde, au cours du processus, la même structure (voir p. 77). Malheureusement, l'absence des images cytologiques fines enlève à nos appréciations une partie de leur portée.

Limitant la cavité glandulaire et appliquée contre la face interne des cellules se tient une couche de sécrétion qui se colore aussi par le vert-lumière mais prend une teinte différente de celle de la masse centrale (pl. III, fig. 20). Ce liséré représente, sans doute, l'émission soyeuse la plus récente.

Nous avons déjà constaté que la soie remplissait entièrement la lumière

glandulaire et quelquefois même était abondante au point de provoquer la rupture du protoplasme (fig. xxx. C) afin de s'infiltrer dans tous les espaces libres qu'elle rencontre. Aux diverses phases de la sécrétion, *le noyau reste inchangé*. Le nombre plus ou moins considérable des noyaux n'est pas en rapport avec l'abondance de la soie.

N'omettons pas de dire, car cela, à notre avis, présente de l'intérêt, que le tarse de l'*Embia* est le siège d'une circulation sanguine active. Les glandes ont donc la facilité de puiser dans le sang l'aliment nécessaire à leur entretien et à la synthèse de la soie.

Une question se pose. Par quel mécanisme la soie est-elle évacuée à l'extérieur ? Nous pensons que c'est grâce à la pression, sans aucun doute très appréciable, de la soie contre l'ampoule, que l'écoulement vers l'extérieur se fait. Et même, nous croyons bon d'admettre que l'armature de l'ampoule empêche un afflux trop violent de la soie. Sous la pression, la soie passe de l'ampoule dans le tube pour être filée à l'extérieur par l'intermédiaire des poils spéciaux.

V. — TONOFIBRILLES OU ÉPITHÉLIOFIBRILLES DANS LES CELLULES GLANDULAIRES

Au cours de nos observations sur les cellules séricigènes et sur les cellules des canaux évacuateurs de la soie, nous avons observé, en grand nombre, des fibrilles allant de la lamelle interne de la basale jusqu'à l'intima qu'elles ne paraissent pas atteindre dans tous les cas.

En collaboration avec le professeur P. GRASSÉ (1934), j'ai étudié spécialement les tonofibrilles chez le Ver à soie. Ces organites existent, en réalité, dans les glandes séricigènes des Trichoptères, dans la glande salivaire des Chenilles, dans les culs-de-sac séricigènes et l'oviducte de l'Hydrophile. Il s'agit donc d'un organite très répandu dans les épithéliums glandulaires des Insectes¹. Les tonofibrilles sont également bien connues dans l'intestin moyen des Isopodes. Ajoutons qu'on les a retrouvées dans les cellules intestinales des Annélides et des Mollusques.

Point n'est dans nos intentions de reprendre l'admirable travail que DEL RIO HORTEGA (1917) a consacré à ce qu'il nomme très justement les épithélio-fibrilles. Nous désirons simplement attirer l'attention sur

1. OKA (1930) a observé dans les glandes séricigènes des Lépidoptères ce plasma « parcouru d'aiguilles liées en réseau ». Il dit (p. 295) : « Das Zellplasma ist dicht und fein granulös und von der Oberfläche zur Basis von parallelen Fäden durchzogen, welche netzartig miteinander verbunden sind. »

une structure qui a, bien entendu, son intérêt propre et qui a été la cause de méprises, d'erreurs fort nombreuses.

Dans notre exposé, nous adoptons le terme de tonofibrilles créé par HEIDENHAIN (1899), mais en enlevant à ce terme sa signification physiologique, car nous ignorons si les tonofibrilles ont le rôle de soutien que leur attribuaient HEIDENHAIN, NUSSBAUM et plusieurs autres cytologistes.

Les tonofibrilles sont absolument distinctes des racines flagellaires ou ciliaires. En effet, on sait que celles-ci dérivent toujours d'un centrosome ou d'un blépharoplaste; or, les tonofibrilles ne naissent pas d'un granule et chez l'Arthropode, à l'exception des spermies, il n'existe ni cellule flagellée, ni cellule ciliée. Des images de la plus grande netteté établissent que l'insertion sur la lamelle interne de la basale est directe. Enfin, rappelons que les tonofibrilles dans la glande salivaire du Ver à soie partent de la basale sans atteindre l'intima (fibrilles ascendantes de DEL RIO HORTEGA). De tels éléments excluent l'idée d'une formation à partir d'un quelconque centrosome ou dérivé centrosomien.

Nous ne sommes pas sûre que les tonofibrilles des épithéliums glandulaires aient quelque rapport avec les filaments de Herxheimer de l'épiderme, pas plus d'ailleurs qu'avec les ponts intercellulaires épidermiques.

Nous pouvons affirmer que DEL RIO HORTEGA a parfaitement raison lorsqu'il sépare complètement les tonofibrilles du chondriome. Il n'y a jamais de formes de passage entre mitochondries et tonofibrilles. Et même, nous avons montré par la méthode de Benda que tonofibrilles et mitochondries, bien que colorées simultanément ne se confondaient jamais. Les mitochondries granuleuses s'appliquent contre les fibrilles ou courent parallèlement à elles sans jamais se confondre avec elles.

La tonofibrille n'est pas le résultat d'un artefact. Elle se voit sur le vivant à condition, bien entendu, de choisir un éclairage convenable, susceptible de la montrer par réfringence. Elle ne se colore pas à l'aide du vert-Janus, tandis que le chondriome dans les cellules séricigènes est bien mis en évidence par ce réactif.

Les rapports entre tonofibrilles et mitochondries rappellent singulièrement ceux de certaines racines ciliaires avec les chondriosomes, rapports observés par BENDA lui-même, dès 1899. Il est vraisemblable que ces rapports de voisinage n'ont pas grande signification.

Les tonofibrilles se colorent par la fuchsine d'Altmann et les techniques dérivées. Aussi, très nombreux sont les cytologistes qui

les ont confondues avec des chondriocentes. Nous inclinons même à croire que beaucoup des mitochondries filamenteuses décrites dans les cellules glandulaires sont des tonofibrilles incomplètement colorées et partant méconnues. Les tonofibrilles, à notre avis, dérivent du cytoplasme lui-même sans l'intermédiaire d'aucun organite cellulaire.

Quelle est leur signification physiologique ? Elles ne participent vraisemblablement pas à la sécrétion, car elles restent inchangées durant le processus sécréteur. Représentent-elles vraiment un appareil de soutien, une charpente intracellulaire. C'est possible, bien qu'hypothétique. A cette idée du rôle de soutien, de cytosquelette, on peut objecter que les cônes fibrillaires des cellules salivaires des Chenilles n'atteignent pas l'intima.

A première vue, on ne comprend pas très bien le rôle de soutien dans un élément glandulaire. Pour en rester au Ver à soie, par exemple, dans les énormes cellules de Lyonet, dans les glandes de la mue, on ne découvre pas de tonofibrilles et cependant ces cellules très volumineuses se trouvent à peu près libres dans la cavité viscérale.

Les tonofibrilles, assurément, ne sont pas contractiles, mais il est fort possible qu'elles jouissent d'une certaine élasticité grâce à laquelle la cellule acquiert de la tonicité et partant une forme déterminée.

Remarquons encore que les cellules amorphes comme les glandes de la mue ne contiennent pas ou, plus exactement, ne nous ont pas montré de fibrilles cytoplasmiques. Il semble que la présence de tonofibrilles soit l'apanage de cellules ayant une forme définie, cylindre, prisme, tronc de pyramide... et étant distribuées autour d'une lumière cylindrique.

Il va de soi que la présence de tonofibrilles impose une distribution particulière aux organites cellulaires. Elles orientent en quelque sorte la sécrétion, les corps de Golgi et aussi les mitochondries auxquelles nous avons déjà fait allusion. Les travées cytoplasmiques, décrites par PAILLOT et NOËL dans la glande soyeuse du Ver à soie, correspondent à des images incomplètes montrant le hyaloplasme et ses enclaves, mais ne mettant pas en évidence les tonofibrilles.

VI. — QUELQUES DONNÉES GÉNÉRALES SUR LA SÉCRÉTION DE LA SOIE PAR DES ARTHROPODES NON ÉTUDIÉS PAR NOUS

Nous n'avons pas la prétention de citer ici tous les travaux ayant eu trait à la sécrétion séricigène chez les Arthropodes. Mais nous tenons

néanmoins à relater d'une manière précise les interprétations de quelques auteurs s'en étant plus spécialement occupés. La cytologie des cellules glandulaires nous intéresse particulièrement, aussi est-ce sur elle que nous insisterons. Nous négligeons la sécrétion de la soie chez les Myriapodes progonéates (Symphiles et Diplopodes nématophores) car nous ne possédons pas sur elle de données précises.

INSECTES COLÉOPTÈRES. — Nous avons exposé nos résultats sur 'Hydrophile qui, à l'état d'imago, rejette de la soie qui sert à tisser le lcocon de ponte. Quelques Chrysomèles et Coccinelles expulsent de la soie par l'anus, avant de se nymphoser. Enfin, la larve de *Lebia scapularis* accomplit par les tubes de Malpighi une fonction séricigène. SILVESTRI (1904) donne une description minutieuse de l'appareil malpighien qui, formé de quatre tubes, déverse son contenu dans l'intestin postérieur. Seule, la partie proximale des tubes malpighiens sécrète de la soie. Le rectum sert de réservoir et l'ouverture anale de filière. La partie proximale est longue de 500 μ et large de 100 μ dans une larve de 6 mm. Ses parois sont entourées de fibres musculaires circulaires et longitudinales.

Le noyau de la cellule glandulaire est d'ordinaire elliptique fondamentalement, mais souvent aussi irrégulier. Il contient des granules de chromatine et la plupart du temps un nucléole. Il n'est pas rare de constater autour du noyau la vacuolisation du cytoplasme.

Le rectum qui devient le réservoir de soie est fortement musclé et l'expulsion de la soie par le pygidium jouant l'office de filière se fait par contraction musculaire.

HYMÉNOPTÈRES. — Les glandes des larves d'Hyménoptères ont été étudiées, entre autres, par FABRE (1856), SEURAT (1899), ANGLAS (1900), PÉREZ (1902), HENNEGUY (1904), JODLOWSKI (1930), VERGNE (1935).

JODLOWSKI (1930) paraît être le premier à avoir étudié la cytologie des glandes séricigènes des Fourmis. Les travaux antérieurs, CHUN (1903) DOFLEIN (1906) sur *Ecophylla*, KARAWAJEW (1898-1906) sur *Lasius Tetramorium*, *Polyrhachis*, sont purement anatomiques.

Ces glandes sont subdivisées en partie sécrétrice, représentée par des tubes sinueux et anastomosés, terminés en cul-de-sac, et partie conductrice comprenant réservoirs et canaux excréteurs.

Chez *Philantus triangulum* et *Cerceris arenaria*, les récents travaux de VERGNE signalent un noyau sphérique placé au centre de la cellule et renfermant de fines granulations chromatiques et des nucléoles irrégu-

liers. La lumière de la glande est occupée, même dans le jeune âge de la larve, par une sécrétion éosinophile.

JODLOWSKI étudie l'appareil séricigène de *Formica rufa*, *Formica fusca*, *Lasius niger*, *Lasius flavus* qu'il divise en partie productrice, formée de quatre tubes glandulaires, réservoir, formé de deux tubes, et canal d'élimination, qui est un tube impair.

Le noyau de la première catégorie glandulaire contient chromatine et nucléoles, le nombre et la taille de ces derniers dépendant de l'activité cellulaire. Le plasma contigu à la lumière glandulaire est clair et ne comporte aucune figure « ergastoplasmique. »

Le cytoplasme du réservoir qui est rempli de sécrétion fileuse à divers degrés ne montre ni constituants cytoplasmiques définis, ni modification fonctionnelle.

En ce qui concerne la formation de la matière soyeuse, il est à retenir surtout que le nucléole joue, pour Jodlowski, un grand rôle. Tantôt il s'échappe du noyau grâce au détachement partiel de la membrane nucléaire, tantôt la substance nucléolaire passe dans le plasma sous forme de liquide colorable en rouge par la pyronine basique. Cette substance liquide se dirige ensuite dans la lumière glandulaire.

Nous-même avons étudié la glande séricigène d'une Fourmi, *Formica lemani*, déterminée par M. VERGNE. Nous n'avons pas assisté au rejet d'une substance nucléolaire figurée.

LOZINSKI (1927), étudiant les larves de Guêpes, mentionne qu'elles émettent, avant la sécrétion soyeuse, une autre sécrétion qui joue vraisemblablement le rôle de salive.

Il observe des formations ergastoplasmiques dans le plasma cellulaire, formations provenant de l'épanchement de la substance nucléaire hors du noyau. Les cellules glandulaires montrent à leur surface, contrairement à celles des glandes de Fourmis, des granules ou des gouttelettes très éosinophiles. Entre les grains ergastoplasmiques naissent des filaments, puis des granules basophiles, qui se glissent vers la surface, deviennent acidophiles et, enfin, sont expulsés au dehors.

HÉMIPTÈRES. — Les Cochenilles de la sous-famille des Diaspines sécrètent de la soie par des glandes unicellulaires d'origine hypodermique dispersées à la surface du corps (BERLESE 1896-1909). La cellule glandulaire émigre dans la profondeur et communique avec l'extérieur par un long canalicule chitineux flanqué de cellules à allure également glandulaire (cellules ganogènes de BERLESE).

DIPTÈRES. — Nous relevons dans le travail de DEBOT (1932) que des ressemblances ont été notées entre les appareils séricigènes des Lépidoptères et des Trichoptères et celui des Simuliides qui a été étudié entre autres auteurs par JOHANNSEN (1903), PETERSEN (1924), WAGNER (1926), WILHELMI et SALING (1928), YI FANG WU (1930).

L'appareil séricigène de la larve de *Simulium*, d'après DEBOT, comprend deux glandes paires et un canal fileur impair aboutissant à une filière qui comporte une presse et s'ouvre sur la lèvre inférieure. La ressemblance avec l'appareil fileur du ver à soie est frappante. L'auteur signale cependant qu'il n'a trouvé aucune trace de glandes de Lyonet.

Au point de vue cytologique, nous trouvons peu de renseignements; le protoplasme contiendrait de nombreuses granulations chromatiques et le noyau un nucléole de grande taille et un ruban de chromosomes.

Nous avons récolté à Besse (Puy-de-Dôme) des larves de Chironomes vivant dans un tube fait de filaments visqueux paraissant analogues à la soie de certains Trichoptères. N'ayant pas eu le temps encore d'entreprendre l'étude cytologique de ces glandes, nous nous contentons de signaler le fait.

ARANÉIDES. — MILLOT (1926) nous a fait connaître avec une grande précision l'histologie des organes de la soie des Araignées et leur cytologie. Il décrit trois structures glandulaires. Dans la première, commune aux glandes ampullacées, tubuliformes, aciniformes, piriformes, le cytoplasme est basophile et contient un grand nombre de mitochondries et de chondriocentes. Le noyau ne renferme qu'un nucléole qui ne varie pas durant tout le processus sécrétoire. La sécrétion se présente sous forme de boules acidophiles, basophiles ou amphophiles suivant les niveaux considérés. Dans la seconde structure, celle des glandes arborescentes, les boules sont moins nettement individualisées. Enfin, les glandes du cribellum ont un cytoplasme basophile comme les boules de sécrétion. Dans le cas très spécial des Pholcides, le noyau a, selon la phase sécrétoire, des aspects différents.

MILLOT décrit l'arrivée et même la pénétration des ramifications trachéales dans les différentes glandes séricigènes et note l'abondance du liquide sanguin à leur proximité.

Fait important, il signale dans certains cas que « le cycle sécrétoire se déroule indépendamment dans chaque élément ». Il est bien entendu que ce processus ne peut être assimilé à celui observé chez les Lépidoptères et les Trichoptères.

VIII. — ORGANITES SÉCRÉTEURS

1. — Appareil de Golgi

L'interprétation de l'appareil endo-réticulaire tel que GOLGI (1898), RAMÓN Y CAJAL (1903) et leurs disciples l'ont fait connaître dans les cellules nerveuses a donné lieu, au cours des quinze dernières années à de vives controverses. Ce n'est point trop s'engager que d'affirmer, au moment où les discussions s'apaisent, que l'on commence à voir clair dans ce problème embrouillé.

Nous n'avons nullement l'intention de donner un historique de nos connaissances sur l'appareil de Golgi. Nous renvoyons aux travaux d'ensemble de JACOBS (1927), de BOWEN (1926-28), de DUBOSCQ et GRASSÉ (1933), où le lecteur trouvera une analyse critique des travaux et une copieuse bibliographie.

Nous ne voulons pas davantage rouvrir le débat sur l'homologie du vacuome et de l'appareil de Golgi. A la suite des travaux de l'école américaine de BOWEN, de l'école polonaise d'HIRSCHLER (1914-27), de l'école anglaise de BRONTÉ-GATENBY (1919-25) et des travaux concordants de bien d'autres cytologistes (NASSONOV 1922-27, WEINER 1930, TUZET 1931, VOÏNOV 1925), la cause nous paraît jugée. Dans la cellule animale, l'appareil de Golgi est un organite indépendant des vacuoles avec lesquelles il ne se confond jamais.

L'appareil de Golgi n'existe *réellement* sous la forme en réseau que dans les neurones de Vertébrés et encore pas dans tous. On sait que RAMÓN Y CAJAL, lui-même, a été l'un des premiers à démontrer l'existence dans les cellules nerveuses des Mammifères d'un appareil de Golgi non réticulé. Dans les cellules sexuelles, dans la plupart des cellules somatiques autres que les nerveuses, l'appareil de Golgi affecte la forme d'éléments dispersés. Ces éléments paraissent identiques aux dictyosomes que PERRONCITO (1910) a décrit dans les cellules de la lignée mâle de divers animaux. C'est à VOÏNOV (1925) que revient le mérite d'avoir établi sans conteste et généralisé la notion suivante :

Le dictyosome ou ses dérivés a une structure hétérogène : une substance chromophile toujours associée à une substance chromophobe. Le dictyosome qui existe dans toute sa pureté dans les Flagellés (DUBOSCQ et GRASSÉ), chez les Spongiaires (TUZET), ainsi que dans bien d'autres cellules de Métazoaires, a été retrouvé par DORNESCO (1934) dans les neurones des Batraciens.

Le problème de l'appareil de Golgi des cellules glandulaires est assez compliqué. Dans les épithéliums glandulaires de l'intestin, des voies déférentes mâles, on découvre, non loin du noyau, des cordons plus ou moins anastomosés et formés nettement de deux substances fondamentales. La nature golgienne de ces filaments ne saurait être mise en doute. (NASSONOV 1923-1927).

PARAT et PAINLEVÉ (1924) ont prétendu que l'appareil de Golgi des glandes salivaires des Chironomes n'est autre que les vacuoles colorables par le rouge neutre. Or, si singulier que cela puisse paraître, on peut affirmer aujourd'hui que PARAT et PAINLEVÉ n'ont pas vu le véritable appareil de Golgi de ces cellules (1927). NASSONOV, KRJUKOWA (1929), BEAMS et GOLDSCHMIDT (1930) nous l'ont fait connaître. Il se présente en petites vésicules mi-chromophobes, mi-chromophiles dispersées dans le corps cellulaire.

Nous avons jugé utile de donner cette vue d'ensemble sur les conceptions actuelles de l'appareil de Golgi avant de passer à l'interprétation de l'organe que nous reconnaissons pour tel dans la cellule séricigène.

Dans les pages qui précèdent, nous avons décrit avec soin les vésicules osmiophiles qui répondent bien, tant morphologiquement que chimiquement, aux caractères généralement attribués à l'appareil de Golgi. Les vésicules osmiophiles sont mises en évidence par les imprégnations à base d'osmium ou d'argent. Tout comme DORNESCO étudiant la cellule nerveuse, nous constatons la supériorité des méthodes osmiques sur les méthodes argentiques. Les premières donnent des images incomparablement plus limpides, plus délicates que les secondes. Nous insistons sur le fait que les vacuoles ou ce que l'on peut prendre pour des vacuoles dans la cellule séricigène ne s'imprègnent pas. Leur imprégnation ne s'observe que dans les préparations ratées où le métal s'est précipité. Signalons au passage que trop d'auteurs à propos des imprégnations de l'appareil de Golgi parlent de précipitations. Dans une préparation correcte, la réduction de l'acide ou du sel métallique se fait exclusivement sur l'appareil de Golgi et dans divers cas sur le chondriome. Toute précipitation métallique témoigne toujours d'une erreur de technique.

Nous avons insisté sur le fait que les vésicules ne se colorent pas vitalement par le rouge neutre. Rappelons que sur certaines coupes, les vésicules apparaissent fortement imprégnées et noires, tandis que l'on découvre dans les mêmes cellules, des espaces circulaires parfaitement

limpides. Ces espaces correspondent soit aux vacuoles colorées par le rouge neutre, soit à une sécrétion bien que la substance sécrétée ne se soit présentée à nous qu'à l'état de traînées. Comme on l'a vu, avec leurs deux substances caractéristiques, les vésicules osmiophiles ont exactement la structure des dictyosomes.

Ainsi, par tous leurs caractères, les vésicules osmiophiles s'apparentent nettement à l'appareil de Golgi. Aussi n'hésitons-nous pas à soutenir qu'elles représentent celui-ci dans les cellules productrices de soie.

Mais il faut s'entendre. Nous sommes loin de l'appareil de Golgi, tel qu'on le trouve dans les cellules sexuelles, les cellules embryonnaires, les éléments des Spongiaires, sous la forme d'un très petit nombre de dictyosome, voire d'un seul. L'appareil de Golgi évolue de façon particulière, selon les sortes cellulaires. Dans une cellule nerveuse, grâce aux travaux de FAÑANAS (1912), d'ALEXENKO (1930), nous savons que le point de départ du réseau est représenté par un petit amas de dictyosomes polarisés par le centrosome¹. Dans la cellule intestinale, l'appareil de Golgi est fait d'un nombre restreint de gros filaments plus ou moins anastomosés (NASSONOV 1923-1927), chacun d'eux ayant la structure d'un dictyosome.

Dans les cellules glandulaires des Invertébrés tels que Lépidoptères, Trichoptères, Coléoptères, l'appareil de Golgi se multiplie et se disperse dans toute la cellule en petites vésicules qui sont autant de dictyosomes minuscules.

Ces aspects morphologiques différents sont, sans doute, en rapport avec des activités physiologiques distinctes. Alors que le dictyosome de la cellule sexuelle mâle sécrète indubitablement l'acrosome du spermatozoïde, alors que les filaments golgiens des cellules de l'intestin et de l'épididyme lâchent, semble-t-il, dans le cytoplasme ambiant des vésicules chromophobes, que l'appareil de Golgi des Flagellés sécrète, lui aussi, de semblables vésicules, ou s'autotomise pour se liquéfier ensuite, nous ne voyons rien de tel dans la cellule séricigène.

Est-ce à dire que l'appareil de Golgi ne prend aucune part à la sécrétion ? Nous ne le pensons pas. Rappelons que dans les cellules les plus actives, cellules de la région productrice de soie de *Serica mori* par exemple, les vésicules y sont denses et petites ; dans le réservoir, leur

1. DORNESCO (1935) se demande si le réseau existe réellement. Une fixation et une imprégnation correctes de cellules nerveuses de Grenouille ne révèle que des dictyosomes. Mais chez les autres Vertébrés il n'est pas sûr que les images des cytologistes italiens, espagnols et autres soient fallacieuses.

nombre diminue, tandis que leur taille augmente et que cette tendance s'accroît dans les portions conductrices. Chez les Trichoptères qui sécrètent incomparablement moins de soie que le Bombyx du Mûrier, les vésicules sont beaucoup plus grosses, mais bien moins nombreuses. Chez l'Hydrophile, les éléments golgiens sont fort nombreux.

Il paraît légitime, dès lors, d'admettre que la petitesse et le nombre des éléments golgiens se trouvent en rapport avec l'activité sécrétoire de la glande. Cette première constatation est, en somme, une présomption en faveur de l'intervention de l'appareil de Golgi dans le processus séricigène.

Enfin, nous avons une série d'images fort troublantes; ce sont les vésicules de taille un peu plus grande que d'ordinaire, remarquables par l'abondance de la substance chromophile. On pourrait à la rigueur admettre que ces aspects correspondent à une étape de la transformation des vésicules osmiophiles en boules de sécrétion. Nous ne le pensons pas, car ces aspects ne sont pas très fréquents et la masse des vésicules, *si nombreuses soient-elles, est bien peu de chose à côté de la matière sécrétée.*

De l'ensemble des images que nous avons obtenues, il se dégage pour nous l'impression, sinon la certitude, que l'appareil de Golgi intervient, mais indirectement, dans la sécrétion.

2. — Nucléole et Sécrétion

Dès la fin du siècle dernier, nombreux sont les histologistes qui attribuèrent au nucléole un rôle actif dans les phénomènes sécrétoires. Il nous paraît inutile ici de répéter la revue de cette question qui a été faite successivement par maint auteur (MONTGOMERY 1898, LUDFORD 1922, WILSON 1925 et plusieurs autres). Nous nous contenterons de systématiser rapidement les observations et les interprétations principales.

1° Dans des éléments sécréteurs ou simplement élaborateurs appartenant à des catégories diverses, on observe des modifications du nucléole qui portent sur sa taille (accroissement), sur sa forme (voir WILSON 1925, nucléoles en forme de chromosomes, p. 163), sur sa structure qui devient souvent hétérogène, sur son nombre. Tous les nucléoles sont des plasmosomes ou nucléoles vrais : ils se colorent en rose ou en pourpre par le mélange de Mann (éosine-bleu de méthyle); ils n'ont pas une réaction nucléale positive.

2° On connaît des nucléoles qui rejettent certains produits dans le suc nucléaire. L'un des cas les mieux étudiés est assurément celui de

l'*Aggregata eberthi*, Sporozoaire alternativement parasite de la Seiche et du *Portunus*. LÉGER et DUBOSCQ (1908) ont nettement vu sortir, de l'énorme et complexe nucléole, des globules de pyrénine qui se dissolvent finalement dans le suc nucléaire.

3° De nombreux auteurs assurent que des nucléoles passent du noyau dans le cytoplasme. D'après les uns, il y aurait disparition de la membrane nucléaire en certains points (PRENANT 1897, MAZIARSKI 1911, ASVADOUROVA 1913, BOGROWA, 1908-1909, PAILLOT et NOEL 1923, BEAMS et WU 1929); d'après les autres, les nucléoles traverseraient la membrane nucléaire qui reste intacte (E. et K. SCHREINER (1898), LOZINSKI 1924-27). Quelques-uns ne se prononcent pas sur l'un ou l'autre de ces deux processus (NAKAHARA 1917, JODLOWSKI 1930).

Les modifications du nucléole et sa sécrétion intranucléaire sont incontestables dans certaines cellules. Quant au rejet par

le noyau de substances nucléolaires dans le cytoplasme, on doit, dans bien des cas, le mettre en doute. Loin de nous l'intention de suspecter l'ensemble des observations relatives aux émissions de corps figurés par le noyau, mais, à la suite de nos recherches, nous sommes en droit de douter de l'exactitude des observations relatives aux extrusions nucléolaires dans la cellule séricigène.

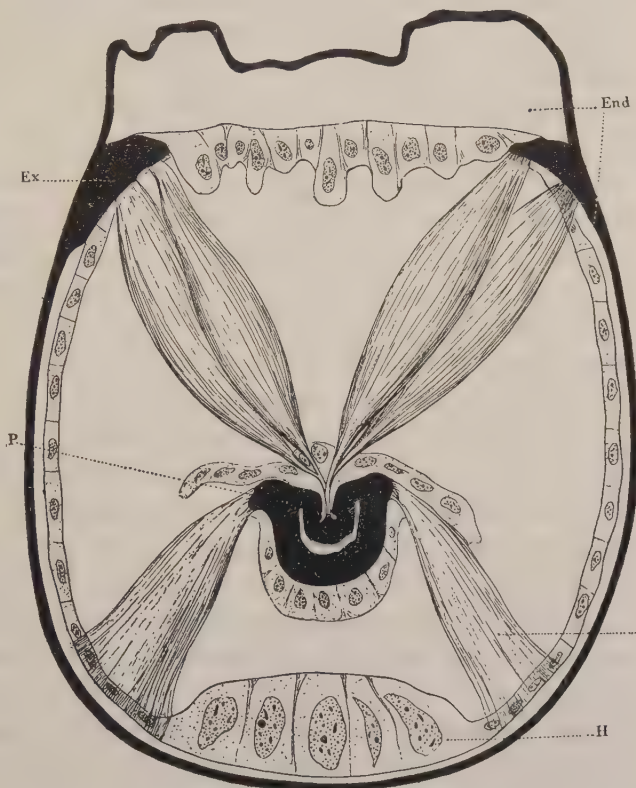


FIG. XXXII. *Serica mori*. Coup transversale du labium au niveau de la presse. M, muscle de la presse; H, hypoderme hypertrophié; Ex, exocuticule; End, endocuticule (simplifié).

Nous avons déjà, à différents endroits, noté la persistance de la membrane nucléaire. Nous n'avons jamais, sur nos nombreuses coupes, découvert de nucléole passant à travers elle. En réalité, et nous l'avons déjà dit, on affirme souvent qu'une enclave cytoplasmique est d'origine nucléolaire, non parce qu'on la voit passer du noyau dans le cytoplasme, mais parce qu'à l'aide de nos colorants histologiques, elle se colore comme lui ou d'une façon très analogue. L'interprétation est peut-être spécieuse. L'identité de couleur due non à une réaction chimique mais à un phénomène de teinture n'implique nullement une identité d'origine ou de nature. Nous n'avons eu qu'une image réellement troublante; c'est celle d'une glande séricigène de *Trichoptère* (pl. II, fig. 15) où des blocs de forme comparable se trouvent colorés à la fois dans le noyau et dans le cytoplasme. Nous sommes de ceux qui pensent, avec WILSON, que la question des extrusions nucléolaires est loin d'être réglée.

Les modifications des nucléoles, surtout l'accroissement de leur masse et de leur nombre nous paraissent être en rapport, non seulement avec l'activité sécrétrice, mais aussi avec la taille de la cellule. Le noyau du schizonte de certaines Coccidies (*Aggregata*), le noyau des gamontes de Grégarines, les vésicules germinatives de l'immense majorité des œufs, montrent pendant la période de grand accroissement une augmentation énorme du nombre et des dimensions des nucléoles. On peut admettre sans difficulté que cette modification est en rapport avec l'augmentation de l'activité fonctionnelle de la cellule.

Les Chenilles et surtout le Ver à soie, nous ont fourni un matériel très favorable à l'étude du gigantisme cellulaire. On ne peut contester que la cellule séricigène de la larve de *Sericaria mori* ne soit un élément frappé de gigantisme.

Dans la lèvre inférieure, au voisinage immédiat de la filière, l'hypoderme présente une hypertrophie accusée de certains de ses éléments (fig. xxxii). Nous ignorons la cause de cette hypertrophie, comme nous ignorons les produits élaborés par ces cellules géantes, à supposer que de tels produits existent. Mais il y a un point qui ne peut pas ne pas frapper même l'observateur le moins averti, c'est que la structure nucléaire de ces éléments hypertrophiés reproduit la structure nucléaire du noyau séricigène. On y trouve des microsomes et aussi des macrosomes.

L'hypertrophie porte encore sur la chromatine vraie; la masse de microsomes est en effet beaucoup plus considérable que la garniture chroma-

tique des éléments de taille normale. Cette hypertrophie atteint parfois des proportions considérables, tels certains noyaux des cellules séricigènes de Trichoptères (pl. II fig. 15). Nous ne prétendons point expliquer par de seules causes physiques la morphologie de la cellule séricigène. Le polymorphisme, la lobation du noyau reconnaissent vraisemblablement d'autres causes que l'augmentation de taille liée à un surcroît d'activité. Il n'en est pas moins vrai que, selon nous, la structure nucléaire dépend, dans les cas que nous avons étudiés, de la grandeur cellulaire. Il semble que les grands noyaux surchargés de nucléoles tels que ceux des cellules séricigènes, des éléments hypertrophiés de l'hypoderme, des vésicules germinatives, ont perdu la possibilité de se diviser. On nous objectera que le noyau de l'ovocyte est fort capable de se diviser. Sans doute, mais il n'effectue ses divisions réductionnelles qu'après avoir rejeté les nucléoles dans le cytoplasme (évanouissement de la membrane nucléaire) et par formation subséquente d'un petit noyau qui emporte avec lui toute l'idiochromatine. Parmi les très nombreuses coupes de glandes séricigènes que nous avons examinées, et cela dès le Ver nouveau-né, il ne nous a jamais été possible d'y découvrir une mitose. L'accroissement de la glande se fait par augmentation de taille de ses éléments constitutifs et non par prolifération cellulaire. A cet égard, la cellule séricigène se comporte à la manière d'un neurone¹.

L'étude comparée de la sécrétion de la soie chez divers Insectes nous apprend un fait d'une haute portée générale, à savoir qu'une substance de composition relativement définie peut être produite par des éléments de morphologies très différentes et selon des processus bien distincts.

Chez l'Hydrophile, l'élément séricigène ne s'hypertrophie nullement, mais la glande contient un nombre considérable de cellules dans lesquelles, et nous avons insisté sur ce caractère, le noyau occupe un volume considérable.

La valeur k de $\frac{N}{P}$ y est très élevée. Peut-être qu'au total, la masse nucléaire fonctionnelle est aussi grande à volume égal chez l'Hydrophile que chez le Lépidoptère. Mais, dans l'élément qui n'excède pas les dimen-

1. La cellule séricigène apporte un nouvel argument contre la règle de Spencer, règle d'après laquelle l'augmentation de volume se faisant comme le cube du rayon et la surface comme le carré, il arrive forcément qu'à un moment la cellule a de la difficulté à absorber les éléments nécessaires à son entretien. Pour retrouver son équilibre entre surface et volume, elle doit nécessairement recourir à la division. Dans la glande séricigène, les éléments cellulaires augmentent prodigieusement de taille tout en conservant une très grande activité et ce, sans jamais se diviser.

sions normales, le noyau n'a pas la structure que nous lui découvrons dans les cellules géantes.

La chromatine n'y est pas pulvérulente et, au centre du noyau se tient le plus souvent un unique nucléole. On pourrait voir dans ces structures une confirmation du rapport qui existe entre les dimensions de l'élément et sa morphologie.

Toutefois, on pourrait objecter que les origines embryonnaires de la glande séricigène et des tubes séricigènes de l'Hydrophile ne sont pas les mêmes. (L'appareil séricigène des Lépidoptères et Trichoptères est d'origine ectodermique, tandis que les tubes des Hydrophiles dépendent des gonoductes qui sont, comme on le sait, d'origine mésodermique.) Les cellules hypertrophiées de l'hypoderme, les cellules séricigènes et on pourrait dire aussi les cellules des tubes de Malpighi, toutes issues de l'ectoderme, par surcroît de métabolisme, prennent une structure nucléaire analogue, voire identique. Autrement dit, elles réagiraient de la même façon à l'excitant physiologique.

3. — Considérations générales sur la sécrétion de la soie

Nous savons que des Arthropodes appartenant à des classes tout à fait distinctes sont capables d'élaborer une substance à laquelle on donne le nom de soie. Mais il ne faut pas être dupe des mots. La composition chimique de la soie varie d'un groupe à un autre. Il y a mieux. MILLOT (1926) a pu montrer qu'une même espèce d'Araignée produit non pas une soie mais des soies de compositions variées. La soie doit être comprise comme une substance livrant par l'hydrolyse plusieurs acides aminés, substance émise en fils durcissant à l'air tout en conservant une élasticité très appréciable.

Le régime alimentaire n'intervient pas dans la production de la soie puisque carnivores aussi bien que végétariens sont capables d'en former. Nous avons déjà fait remarquer, ce que beaucoup d'histologistes ont eu le tort d'ignorer, que le Ver file de la soie dès son éclosion.

Les protéines, les acides aminés qui servent à constituer la soie sont, selon toute vraisemblance, retirés du sang par la cellule séricigène.

Comment celle-ci œuvre-t-elle les matériaux qu'elle puise dans le milieu ambiant ? Nous ne connaissons pas le détail du processus ; nous pensons même que dans l'état actuel de l'histochimie, il serait très difficile de suivre cette élaboration. Mais les techniques cytologiques nous ont

appris que la soie ne semble être formée par aucune catégorie spéciale d'organites actuellement connus. Nous estimons que c'est là le fait le plus important que nous ayons mis en évidence.

Nous sommes ainsi amenée à penser qu'il y a beaucoup de justesse dans la supposition que faisait MILLOT en 1926, à propos de la production de la soie par les Araignées. Cet histologiste écrivait : « Peut-être peut-on considérer les glandes comme de véritables filtres extrayant du sang une substance déjà à moitié élaborée » (1926, p. 180). Mais il appuyait cette hypothèse sur des raisons différentes des nôtres. Cette rencontre ne peut que donner une force supplémentaire à la conception d'après laquelle la glande séricigène se contente d'extraire du sang les éléments à peu près formés de la soie¹.

Le terme de filtre n'est peut-être pas tout à fait juste, car un filtre n'agit pas électivement ; tandis que la glande retire du sang des corps, des substances d'une qualité déterminée et rien que ces substances. Sans doute, nous ne voulons pas dire que la soie existe préformée dans le sang, mais les cellules séricigènes n'ont qu'un travail somme toute peu important pour transformer les protéines, les acides aminés du sang et en faire de la soie. Comme nous le disions plus haut, la sécrétion est l'œuvre de toute la cellule et non d'un organite déterminé. Cette physiologie de la soie n'est pas sans rappeler celle du glycogène que des cellules déterminées fabriquent en puisant dans le sang le glucose. L'analogie peut être poussée plus loin ; le glycogène se forme dans la cellule hépatique, dans le Protozoaire sans qu'interviennent directement ni les mitochondries, ni les corps de Golgi. Chez les Infusoires du genre *Nyctotherus* caractérisés par une masse pré-nucléaire de glycogène, aucun plaste, aucun élément figuré ne prend à son compte la formation du glucide. Celle-ci est l'œuvre de la cellule tout entière et non d'une de ses parties.

Si la cellule séricigène se comporte partiellement comme un filtre, si elle est jusqu'à un certain point un simple transitaire des acides aminés, on peut se demander si la glande de la soie n'assume pas une fonction excrétrice. C'est la question que nous allons essayer de résoudre dans les pages suivantes.

1. BRUNTZ (1904) avait déjà supposé que les glandes salivaires et séricigènes des Insectes sont des néphridies modifiées « seuls, dans les formes ancestrales, comme chez les Thysanoures, les organes rénaux auraient gardé leur fonction excrétrice ».

DEUXIÈME PARTIE

QUELQUES PHÉNOMÈNES D'EXCRÉTION CHEZ LE VER A SOIE

I. — LES CRITÈRES DE L'EXCRÉTION

La soie résulte, semble-t-il, d'une sécrétion d'un type spécial, liée au métabolisme des substances protéiques. A cet égard, les glandes séricigènes apparaissent comme des exutoires plutôt que comme des glandes banales. Avec elles, on éprouve combien il est difficile de tracer une frontière précise entre les phénomènes de sécrétion et d'excrétion.

La sécrétion aboutit à élaborer une substance définie qui, d'ordinaire, n'est pas un déchet résultant de l'usure des métabolites. Théoriquement, l'excrétion aboutit au rejet des substances de déchet. Mais les modalités des processus sécréteurs et excréteurs sont souvent très analogues. Enfin, certaines glandes caractérisées peuvent être considérées comme des organes épurateurs (Cf. HOLLANDE 1909). On voit, dans ces conditions, combien subtile est la distinction que l'on tend à établir entre l'excrétion et la sécrétion.

On peut séparer l'une de l'autre de la façon suivante : la cellule sécrétrice tire du milieu ambiant certaines substances avec lesquelles elle élabore des corps nouveaux qu'elle rejette dans le milieu intérieur ou extérieur après son travail de synthèse ou de dégradation. La cellule excrétrice typique retire simplement du milieu ambiant des substances dites de déchet qu'elle ne modifie en rien et qu'elle rejette telles quelles dans le milieu extérieur.

Cette distinction est parfaitement valable pour les cellules sécrétrices et les cellules rénales (rein ouvert). Mais elle cesse de l'être pour les cellules dites athrocytaires qui, d'après la thèse acceptée généralement, modifient les substances de déchet qu'elles retirent du sang.

Pour toutes ces raisons, il nous a paru intéressant de procéder à une nouvelle étude de certains phénomènes d'excrétion chez les Insectes.

Notre présent travail a, de parti pris, négligé quelque peu les tubes de Malpighi à propos desquels l'accord est unanime pour leur attribuer

une fonction excrétrice : ils réalisent un type parfait de rein ouvert. (Cf. CUÉNOT 1927.)

Nous avons d'ailleurs été conduite par une autre voie à étudier certains phénomènes d'excrétion.

En effet, nombreux sont les auteurs qui ont essayé d'obtenir la coloration naturelle de la soie en faisant ingérer des matières colorées au Ver. Nous avons repris systématiquement cette étude; elle nous a amenée à entreprendre des recherches sur la fixation et l'élimination de matières colorantes par les organes excréteurs des Insectes. Ainsi, nous avons dû étudier les cellules péricardiales, les phagocytes, les œnocytes et les tubes de Malpighi.

Et, d'abord, le fait, pour un organe ou pour des éléments isolés de fixer un colorant est-il suffisant pour qu'ils méritent le nom d'éléments ou d'organes excréteurs? En d'autres termes, la fixation d'un colorant est-elle un critère de l'excrétion?

KOWALEWSKY (1889), BRUNTZ (1903) ont employé sur une grande échelle la méthode des injections physiologiques pour déceler les organes excréteurs. DELAGE (1902) avait critiqué cette méthode. Il insistait sur le fait que les colorants apportés à l'organisme considéré sont, pour ce dernier, des corps étrangers et non des produits de l'excrétion normale. Par nos expériences, nous montrons que les critiques de DELAGE ne sont pas sans fondement. Déjà nous avons dit ce que, en partie, nous en pensions (GRASSÉ et LEPERON 1935). En outre, DELAGE considère comme un abus d'attribuer la valeur d'un rein d'accumulation à des parenchymes dépourvus de canal excréteur qui fixent simplement sans les éliminer les substances colorantes. On peut dire que sur ce point, des travaux récents lui ont donné raison (cas du corps adipeux des Insectes, etc...).

BRUNTZ, un an plus tard, écrit d'ailleurs, au sujet des organes colorés vitalement : « Le seul fait de s'être coloré n'est pas un critérium. » Et plus loin : « Tout le monde est parfaitement convaincu que parfois les tissus vivants, et surtout les tissus morts, fixent les matières colorantes puisque c'est sur cette propriété qu'est basée la technique histologique des colorants. Jamais aucun auteur n'a dit qu'il se trouvait en présence d'une cellule excrétrice quand il avait vu son cytoplasme se colorer. » C'est d'une logique parfaite.

Pour lui, une cellule colorée après injection ne peut être considérée excrétrice que si elle remplit trois conditions. La première, naturellement,

est qu'elle soit vivante. De toute cellule dont le noyau est coloré ou dont le cytoplasme a subi des altérations on ne doit tenir aucun compte. La seconde condition est que la cellule présente un aspect glandulaire ce que, d'après BRUNTZ, « un œil exercé reconnaît de suite ». Nous comprenons mal ce critère. Pour le cas des Lépidoptères que nous connaissons, nous remarquerons que BRUNTZ accorde une fonction excrétrice aux « néphrocytes à carminate » qui sont représentés par les cellules péricardiales et les œnocytes. Comment cet auteur a-t-il établi leur caractère glandulaire, c'est ce qu'encore nous ignorons. Quant au troisième critère, voici ce qu'en dit BRUNTZ : « Le produit coloré, liquide ou solide, est toujours contenu, dans le premier cas, dans des vacuoles ; dans le second, il se fixe autour de granulations, de concrétions, de cristaux qui sont répandus uniformément dans le cytoplasme, ou le plus souvent se groupent en amas plus ou moins gros dans la cellule. »

Le contexte ne permet pas de savoir à quoi précisément se rapportent le premier et le deuxième cas. Il est vraisemblable que le deuxième se réfère aux cellules excrétrices. Or, les données les plus récentes sur les colorations vitales n'autorisent sûrement pas la distinction de BRUNTZ. Nous ne pouvons exposer ici les discussions qui se sont élevées à propos des colorations vitales : coloration d'organites préformés ou accumulation du colorant dans des vacuoles apparaissant *de novo*.

En 1913, une controverse s'est élevée entre, d'une part, BOUIN et ANCEL et d'autre part, CUÉNOT, BRUNTZ et MERCIER. Elle porte précisément sur la détermination des cellules excrétrices par le procédé des injections physiologiques de matières colorantes. BOUIN et ANCEL écrivent à propos des explications de BRUNTZ : « En somme, tous ces arguments d'ordre cytologique tendent simplement à établir un parallèle entre les cellules rénales et diverses cellules de l'économie dans leur manière de se comporter vis-à-vis des substances colorantes injectées. Faire état de ces arguments pour établir entre elles une homologie fonctionnelle, c'est supposer démontré ce qui est à démontrer. La preuve, que toutes les cellules qui fixent les matières colorantes des injections physiologiques sont des cellules excrétrices, n'est donc pas fournie. »

CUÉNOT, BRUNTZ et MERCIER ont insisté sur l'aspect particulier des cellules qui prennent les colorants et auxquelles on attribue une fonction de néphrocytes.

En réalité, les auteurs qui ont participé à cette controverse sont restés sur leurs positions respectives et n'ont apporté, en définitive, aucun

argument réellement décisif sur les critères de l'excrétion. Ils ne le pouvaient d'ailleurs pas. Nous verrons que la diffusion dans les cellules de l'organisme de colorants basiques n'a aucune signification dans l'excrétion. Et, pour les colorants acides, il nous faudra être très réservée quant à leur rôle de détecteur des néphrocytes.

C'est devant la difficulté à établir les critères de l'excrétion que nous avons été amenée à reprendre l'étude des colorations vitales chez le Ver à soie.

Ce qui nous intéresse particulièrement, est de savoir si la glande séricigène élimine une substance colorante, quelle qu'elle soit et si elle se comporte à l'égard de celle-ci comme un rein ouvert.

Ce qui sépare souvent, non pas toujours, un organe excréteur d'un organe sécréteur, c'est sa continuité dans le travail physiologique, alors que l'organe sécréteur a presque toujours une élaboration discontinue. Répétons à ce propos qu'ayant examiné des glandes avant, pendant et après la mue, nous n'y avons pas observé de différences imputables à un cycle sécrétoire portant sur l'ensemble de la glande et plus ou moins en rapport avec les mues.

La sécrétion de la soie nous paraît être continue, ce qui ne veut point dire qu'elle ne passe pas par des maxima.

La fonction excrétrice des tubes de Malpighi n'a jamais été mise en doute. Cependant beaucoup d'auteurs ont écrit que pendant la mue, ils cessaient de fonctionner, ce qui prouverait une discontinuité. Or, nous montrons précisément (3^e partie, « La mue », page 132), que, si le tube de Malpighi, à des époques déterminées au cours de la mue, ne rejette pas d'urates à l'extérieur, il ne cesse pas moins de les accumuler fortement au sein même de sa cavité et effectue donc un travail ininterrompu.

Enfin, et c'est là l'essentiel, l'organe excréteur retire de l'économie les substances toxiques provenant de la dégradation des métabolites ou des aliments ingérés susceptibles d'entraîner, dans un délai plus ou moins long, le déséquilibre physiologique de l'organisme.

II. — L'UTILISATION DES COLORANTS POUR LA RECHERCHE DES CELLULES EXCRÉTRICES ET L'APPLICATION DE LA MÉTHODE AU VER A SOIE

1. — Injections physiologiques

Notre intention n'est pas de tracer l'historique complet de la question. Nous renvoyons, pour cela, aux travaux de BRUNTZ (1903). A titre d'indi-

cation, rappelons que les injections physiologiques furent tentées pour la première fois sur le Chien, par CHRZONSZEZEWSKY en 1864, pour les Vertébrés et par SCHINDLER (1878) sur les Invertébrés.

Les travaux les plus importants concernant l'application aux Insectes des injections physiologiques sont dus à KOWALEWSKI (1889-92), CUÉNOT (1896), BRUNTZ (1903, 1908, 1909), JUCCI (1933).

Pour les raisons énumérées plus haut, nous avons nous-même repris cette étude. Notre méthode de travail a été la suivante : à des Chenilles ayant au moins atteint le troisième âge (pour la commodité de la manipulation, nous avons souvent travaillé sur des larves des 4^e et 5^e âges), nous injectons une quantité déterminée du colorant dilué à un taux connu dans un liquide physiologique équilibré (généralement liquide de Tyrode) dont le pH a été déterminé. L'injection est faite non à l'aide d'une pipette de verre effilée, mais avec une seringue¹, au niveau d'une fausse-patte abdominale préalablement aseptisée à l'alcool. Mis à part les cas particuliers où l'on injectait une solution toxique, nous avons eu très peu de mortalité.

Nous nous sommes adressée à trois séries de colorants : basiques, acides et amphotères, et avons opéré, sauf quelquefois pour des vérifications, sur le Ver à soie.

A) COLORANTS BASIQUES. — Le rouge neutre, le bleu de crésyle, l'orcéine, l'indigo-carmin, le rouge de phénol, le bleu de Prusse, le jaune d'acridine, le vert-Janus, le bleu de méthylène², sont les principaux colorants basiques que nous avons utilisés en injection.

Les catégories cellulaires qui les ont captés ne sont pas toujours les mêmes pour tous. Nous nous contentons dans ce chapitre de donner nos résultats. Nous les discuterons ultérieurement, soit en les comparant entre eux, soit en les comparant à ceux des autres auteurs.

Quand aucune précision quantitative n'est fournie, c'est que le Ver a reçu en injection intrahémocœlique une dose variant entre 0.05 et 0 cmc, 10. Nous pouvons indiquer avec exactitude la quantité maximum, c'est-à-dire celle injectée par nous ; mais, il est rare que le Ver n'en rejette un peu en se contractant pendant ou après l'injection.

1. Nous utilisons avec succès la seringue dite à huile grise, graduée en 1/20 de cmc.

2. Il est très important de faire connaître le fabricant des colorants utilisés ; la pureté d'un colorant et partant, certaines de ses propriétés, varient avec le mode de fabrication. Le rouge neutre, l'orcéine, le rouge de phénol, le bleu de Prusse, le jaune d'acridine, le bleu trypan, le rouge trypan, le carminate d'ammoniaque viennent des Laboratoires Microcolor. Le bleu brillant de crésyle, l'indigo-carmin, le vert-Janus, le bleu de méthylène, le rouge Congo viennent des Laboratoires Grüber.

Injection de rouge neutre à 1 p. 100. — 2 jours, 4 jours, 6 jours après l'inoculation, l'hypoderme seul est coloré.

A mentionner, d'une part, le cas d'une larve malade montrant des granulations rouges dans les cellules péricardiales; d'autre part, celui d'une larve présentant la base du tube digestif moyen rosé, de même que le tissu gras. A l'immersion, on distingue de nombreux granules roses dans l'épithélium digestif, plus diffus dans le tissu gras.

Injection de bleu brillant de crésyle à 1 p. 100. — 1 jour après l'injection, coloration élective de l'hypoderme et de quelques globules sanguins. Glandes de la mue légèrement bleutées. 5 jours après l'injection, l'hypoderme est encore bleu et les tubes de Malpighi éliminent le colorant. 12 jours après l'injection, décoloration complète de l'hypoderme; plus de globules colorés.

Injection d'orcéine à 1 p. 100. — Seuls, quelques rares globules captent le colorant.

Injection de bleu de Prusse à 1 p. 100. — Le bleu de Prusse Microcolor est difficilement soluble. Il se retrouve en granules aux environs des points d'inoculation. Quelques globules en ont absorbé.

Injection de rouge de phénol à 1 p. 100. — 1/4 d'heure plus tard, tubes de Malpighi bien roses. 18 heures après, toute trace de colorant a disparu; par contre les déjections mises dans l'eau la rendent absolument rouge. Membrane péritrophique légèrement rosée. Aucun globule sanguin coloré.

Injection de jaune d'acridine à moins de 1 p. 100 (car la solution est saturée avant ce taux). — 0 cmc. 5 à *Saturnia pyri*, 0 cmc. 15 à *Saturnia pavonia*, 0 cmc. 10 à *Sericaria mori*. Coloration des tubes de Malpighi, difficile à apprécier étant donné la teinte souvent jaunâtre de ces organes.

B) COLORANTS ACIDES, ÉLECTRO-COLLOÏDO-NÉGATIFS. — Nous avons utilisé le bleu trypan, le rouge trypan, le carminate d'ammoniaque qui ont été injectés dans les mêmes conditions, c'est-à-dire dilués dans le Tyrode et en quantité égale à 0 cmc. 05 ou 0 cmc. 1.

Injection de bleu trypan à 1 p. 100. — 24 heures après l'injection, les cellules péricardiales sont colorées en bleu de même que des cellules plus grandes formant de longs filaments parfois ramifiés et surtout abondants autour des gros troncs trachéens. Ces cellules sont les œnocytes abondants dans le thorax et dans l'abdomen. 48 heures après l'injection, les cellules péricardiales et les œnocytes sont vivement colorés en bleu. 10 jours après l'injection, les cellules péricardiales et les œnocytes sont toujours fortement colorés mais avec virage au bleu noir (pl.V).

Quelques heures après une injection de bleu trypan, la coloration des cellules péricardiales et des œnocytes, bien que nette, est diffuse. Ce n'est que 24 heures après l'injection qu'à la coloration diffuse se substituent des granulations de teinte vive.

Ce que nous venons de dire du bleu trypan s'applique au rouge trypan et au carminate d'ammoniaque. Dans ces deux derniers cas, les cellules péricardiales et les œnocytes sont, après injection, colorés en rouge.

C) COLORANTS AMPHOTÈRES. — Parmi ceux que nous avons utilisés,

le rouge Congo s'est, en effet, montré différent et des colorants basiques et des colorants acides dans son électivité cellulaire.

Injection de rouge Congo à 1 p. 100. — Le rouge Congo introduit dans l'économie du Ver par la voie sanguine se fixe sur les cellules péricardiales et les œnocytes comme sur la muqueuse intestinale qui apparaît souvent rosée; il est adsorbé par la péritrophique qui prend une teinte rouge vif.

D) ENCRE DE CHINE. — Nous avons opéré des injections d'encre de Chine afin de ne pas étudier l'excrétion sans observer aussi le phénomène de phagocytose.

Injection d'encre de Chine Microcolor. — Les grains d'encre de Chine se retrouvent libres dans le plasma ou le plus souvent en amas à l'intérieur des phagocytes du sang. Aucune pénétration dans les cellules péricardiales et les œnocytes. Même résultat avec l'encre de Chine Pelikan et l'encre de Chine de Burri.

2. — Ingestion des matières colorantes

Plusieurs auteurs ont essayé, ayant en vue une application pratique, de colorer la soie en faisant ingérer au Ver des matières colorantes. La première tentative semble due à BONAFOUX (1841), qui crut avoir obtenu des cocons bleus en saupoudrant d'indigo la nourriture des Chenilles et des cocons roses en la saupoudrant de garance. ALESSANDRINI (1851), ROULIN (1852), JOLY (1862), BLANCHARD (1865), R. DUBOIS (1889-90), renouvelèrent ces essais. En 1891, BLANC donna un exposé critique de la question. En 1904, CONTE et LEVRAT étendirent le champ d'expérience à l'*Attacus orizaba*. HOLLANDE (1923) voulant comparer certains résultats concernant la cellule péricardiale, fit absorber à des Vanesses du carminate d'ammoniaque. Enfin, les travaux plus récents de JUCCI (1933) rapportent un grand nombre d'observations.

Pour notre part, nous avons entrepris ces recherches comme nous l'avons déjà dit, d'une part pour vérifier les résultats des auteurs, d'autre part, pour élucider le plus possible le problème de l'excrétion et celui de la formation de la soie. Dans quelques rares cas, nous répandons sur les feuilles le colorant réduit en poudre. Presque toujours, nous trempions les feuilles de mûrier dans une solution aqueuse titrée. Ces mêmes feuilles, après séchage, sont distribuées aux Chenilles qui manifestent rarement de la répugnance à les manger. Pour établir nos comparaisons, nous avons, naturellement, employé les mêmes colorants que dans les injections et nous donnons nos résultats dans le même ordre que précédemment.

A) COLORANTS BASIQUES

Ingestion de rouge neutre 1 p. 100. — Déjà, après un seul repas, tous les organes, même les glandes de la mue, sauf le tissu gras, accusent une teinte rosée. Tous les globules ont pris du rouge neutre — œnocytes et cellules péricardiales en sont bourrés. Le régime se continuant, la coloration s'accroît et on observe dans chaque cellule des granulations plus ou moins grosses, parfois anguleuses.

On n'a pas l'impression que le colorant soit dans des vacuoles, mais plutôt qu'il se trouve directement au sein du cytoplasme.

Dans la paroi intestinale, le colorant se présente en petits grains et dans la cavité du tube digestif se retrouve en cristaux réunis en faisceaux.

La membrane péritrophique n'est pas colorée. Au bout d'un temps variant de 10 à 20 jours, la mortalité commence. Nous avons alors isolé quelques larves colorées que nous avons soumises à une alimentation normale; après 3 jours de nouveau régime les chenilles meurent quand même. Sans doute, intoxiquées, n'ont-elles pu éliminer assez rapidement le rouge neutre.

Pour cette raison, il nous a été impossible de mener à développement complet des vers nourris *ab ovo* avec mûrier et rouge neutre.

En revanche, nous avons mené jusqu'à la nymphose des Vers à soie soumis à ce traitement alimentaire depuis le 4^e âge. Les papillons issus de ces cocons montrent un hypoderme très rouge de même que les nervures des ailes — cellules péricardiales et œnocytes sont d'un rouge grenat. Ces papillons s'accouplent sans difficulté et leurs œufs sont colorés.

Enfin, nous avons comparé deux séries de larves, l'une alimentée au rouge neutre depuis 12 jours (A), l'autre alimentée au rouge neutre pendant 6 jours et remise à un régime normal pendant les 6 jours suivants (B)

Nous consignons nos résultats dans les tableaux qui suivent :

Série A		Série B	
Aspect grenat de l'hypoderme		Aspect rosé de l'hypoderme	
Tissu gras.....	} fortement colorés	Tissu gras.....	} complètement incolores
Enocytes.....		Enocytes	
Cellules péricardiales....		Cellules péricardiales....	
Glandes séricigènes.....		Glandes séricigènes.....	
Sang riche en globules ayant emmagasiné le rouge neutre.		Sang dépourvu de globules colorés.	

Dans tous les cas, les tubes de Malpighi éliminent le colorant.

Ces résultats ont l'intérêt de montrer que les diverses sortes cellulaires sont capables de se débarrasser des colorants basiques.

Ingestion de bleu brillant de crésyle 1 p. 100. — L'hypoderme prend une coloration très bleutée. Tous les organes sont intéressés dans la fixation du colorant. Les tubes de Malpighi éliminent très rapidement le bleu de crésyle. La glande séricigène n'est colorée que d'une manière diffuse, mais la soie rejetée au dehors est très bleue et donne un cocon intensément coloré.

Ingestion de bleu de Prusse 1 p. 100. — Le bleu de Prusse est éliminé uniquement

par les tubes de Malpighi. La membrane péritrophique qui adsorbe ce colorant, vire au rouge.

Ingestion de bleu de méthylène 1 p. 100. — L'hypoderme est nettement coloré en bleu de même que la muqueuse de l'intestin moyen. Des chenilles dont l'alimentation au bleu de méthylène est interrompue conservent un hypoderme présentant, de-ci, de-là, quelques cristaux de petite taille et de couleur bleue.

Ingestion de rouge de phénol 0,5 p. 100. — C'est la membrane péritrophique seule qui arrête le rouge de phénol. Un quart d'heure après le repas, la péritrophique a déjà une teinte rouge. Le sang ne montre aucun globule coloré.

Ingestion d'indigo-carmin 1 p. 100. — L'indigo-carmin est éliminé par les tubes de Malpighi. On observe le virage au rouge de l'intestin postérieur.

Ingestion d'orcéine. — L'orcéine a été administrée en solution aqueuse à 0,01 p. 100 et en poudre à des races chinoises et varoises. Les résultats sont concordants. Il n'y a que la membrane péritrophique qui soit colorée.

Au bout de deux semaines d'alimentation, les glandes séricigènes et l'épithélium intestinal ont une couleur rose très diffuse.

Les excréments contiennent du colorant. Des boules d'urates, roses, ont été émises par certaines larves.

B) COLORANTS ACIDES

Ingestion de bleu trypan et de rouge trypan 1 p. 100. — Le bleu trypan et le rouge trypan se comportant de façon analogue, nous n'exposons pas séparément les résultats.

Après une semaine de ce régime, dans les races varoises et chinoises, une coloration de l'hypoderme apparaît.

La membrane péritrophique adsorbe le colorant. Ces résultats, si peu en accord avec ceux de l'injection, nous ayant étonnée, nous avons repris ces expériences avec des solutions plus diluées.

Ingestion de bleu trypan et de rouge trypan 0,5 p. 100. — *Races chinoises et varoises*. Une dizaine de jours après la première ingestion de colorant, les deux lots de Vers, traités durant des temps égaux et recevant le même nombre de repas, ont, outre la membrane péritrophique colorée, un hypoderme rouge violacé avec le bleu trypan et rouge avec le rouge trypan. Des granules colorés se voient dans la muqueuse intestinale.

Après 15 à 17 jours d'alimentation, la coloration de l'hypoderme s'est fortement accentuée.

Remarque. — Nous avons remis des Vers, soumis à ce régime depuis 17 jours, à une alimentation normale. Dans les 9 jours qui suivent, l'hypoderme se décolore progressivement; de rouge il devient rose puis incolore.

Ingestion de rouge trypan 0,25 p. 100. — Dès les premiers repas colorés, on observe la coloration élective de la membrane péritrophique. Après 21 jours d'alimentation, l'hypoderme est légèrement rose. Après 34 jours d'alimentation¹ l'hypoderme est nettement rouge.

1. Qu'on ne s'étonne pas de la longue durée de l'expérience, car le développement des larves soumises à ce régime est très lent. Ceci tient, tout simplement, à la moins grande quantité de nourriture absorbée quotidiennement par l'animal.

Race « *Bagdad* » (provenant de Salonique). Ce n'est jamais que la membrane péri-trophique qui est colorée. Aussi longtemps que l'on maintienne l'adjonction du bleu trypan aux feuilles de mûrier, aucune granulation ne se retrouve dans un autre organe. L'hypoderme, dans cette race, n'a pas pris le colorant.

C) COLORANT AMPHOTÈRE

Ingestion de rouge Congo en solution à 2 p. 100. — Après 7 jours d'alimentation, aucune coloration visible tant à l'examen externe qu'à la dissection. Seule, la membrane péri-trophique est intensément rouge. La muqueuse digestive ne montre aucune zone d'absorption.

Les déjections ne contiennent pas de rouge Congo soluble dans l'eau mais, en revanche, entraînent des lambeaux de péri-trophique très vivement colorés. L'absence de rouge Congo dans les déjections est la preuve de l'adsorption totale par la péri-trophique.

D) ENCRE DE CHINE

Ingestion d'encre de Chine. — Nous avons peint les feuilles de mûrier avec de l'encre de Chine. Les chenilles ne sont guère friandes de cet aliment, mais en absorbent assez pour permettre un examen valable.

Seuls, les tubes de Malpighi nous ont montré des granulations noires, qui d'ailleurs ne nous ont pas paru être de l'encre de Chine.

Comme on pouvait s'y attendre, aucun phagocyte du sang n'a capté de particules en suspension dans l'encre de Chine. L'intestin oppose une barrière infranchissable aux corpuscules tenus en suspension dans l'encre.

3. — La voie d'accès du colorant et sa fixation

Il semble, *a priori*, que la fixation d'un colorant donné soit élective pour un groupement cellulaire sans que la voie d'accès intervienne. Dans la réalité, il en va tout autrement.

D'après JUCCI (1933), ce sont les substances colorantes introduites par voie alimentaire qui passent le plus facilement dans le sang et dans les organes internes. HOLLANDE (1923), à la suite d'une expérience sur une Chenille de *Vanessa urticae* dont les cellules péricardiales s'étaient colorées après une ingestion de rouge Congo, écrit : « Les colorants arrivés dans le sang de l'Insecte, après leur ingestion *per os*, se comportent donc, vis-à-vis des cellules péricardiales, comme s'ils avaient été injectés dans le sang même; la traversée des cellules digestives ne modifie pas, en d'autres termes, leur manière de se comporter vis-à-vis des cellules péricardiales (p. 257). » Pourtant, ayant eu des résultats négatifs avec le chloro-carmin et s'appuyant sur le fait que METALNIKOV (1908) avait obtenu un résultat positif chez *Galleria melonella* en utilisant le carminate

d'ammoniaque, il admet que « les cellules digestives des Insectes ne se comportent pas toutes, toujours de la même façon, vis-à-vis des substances ingérées ».

Sur le Ver à soie, nos expériences ne se trouvent pas en accord avec celles de HOLLANDE; nous les avons cependant maintes fois répétées et toujours avec le même résultat.

Nous avons voulu vérifier les données de METALNIKOV. Nous avons donc nourri des larves de *Galleria* avec de la cire additionnée de carminate d'ammoniaque. Jamais nous n'avons pu déceler des traces de ce colorant dans les cellules péricardiales. Pour confirmer et au besoin généraliser, nous avons fait ingérer de la cire fondue avec du bleu trypan. Le résultat fut encore négatif. L'expérience de MÉTALNIKOV nous paraît douteuse ou montre alors combien la perméabilité cellulaire est variable d'une race à l'autre.

Il est un fait certain, c'est que chez le Ver à soie, les substances colorantes, selon qu'elles sont ingérées ou injectées, se fixent bien différemment. Dans à peu près aucun cas, les colorants pris par voie alimentaire et ceux introduits par voie sanguine, ne se sont comportés de manière semblable.

Nous donnons, dans un tableau récapitulatif (tableau I), l'ensemble de nos résultats. Ajoutons encore que les colorants colloïdo-électro-négatifs se fixent toujours dans les mêmes éléments cellulaires quelle que soit leur dose. Au contraire, avec les colorants dits basiques, la dose intervient et, selon ses degrés, des catégories cellulaires différentes prennent ou non le colorant.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES. — Lorsque le colorant est injecté, il est lancé directement dans la circulation et, mélangé au sang, se trouve à même d'être capté par les organes qu'il baigne. Il n'en est pas de même de la voie d'accès alimentaire; deux cas alors se présentent : ou la muqueuse intestinale est imperméable à la substance étrangère que l'on retrouve inchangée dans les excréments ou au contraire elle la laisse passer. Dans ce dernier cas, on serait en droit de supposer que le colorant se trouvant dans le sang est éliminé soit en partie, soit en totalité par les tubes de Malpighi, ou est pris par les mêmes catégories cellulaires que lors de l'injection. Il n'en est rien et le cas du bleu trypan, par exemple, se fixant sur le complexe œnocytes + cellules péricardiales par la voie sous-cutanée et sur l'hypoderme par la voie digestive¹, prouve clairement le contraire.

1. Nous avons vu que la race Bagdad (origine Salonique) ne se comporte pas comme les autres races utilisées par nous.

TABLEAU I

		ROUGE NEUTRE	BLEU BRILLANT DE CRÉSYLE	ORCÉINE	BLEU DE PRUSSE	ROUGE DE PHÉNOL	BLEU TRYPAN. ROUGE TRYPAN. CARM. D'AMM.	ROUGE CONGO
INJECTION	Dose moyen- nement forte	Hypoderme	Hypoderme	Quelques globules sanguins	Quelques globules sanguins	Tubes de Malpighi. Péri- trophique	Cœnocytes + cellules péri- cardiales	Cœnocytes + cellules péri- cardiales. péri- trophique.
	Dose très forte	tous les organes					Cœnocytes + cellules péri- cardiales	"
INGESTION		Tous les organes	Tous les organes	Péri- trophique. En pro- longeant, glandes de la soie	Tubes de Malpighi. Membrane péri- trophique vire au rouge	Péri- trophique	Péri- trophique + Hypoderme	Péri- trophique

Les expériences données jusque-là ne permettent pas de tirer une conclusion définitive. Néanmoins, nous pouvons affirmer que la muqueuse intestinale modifie les propriétés du colorant.

Nous pensons que le passage ou non d'un colorant ingéré dans la cavité viscérale dépend avant tout de la perméabilité de la muqueuse intestinale et de la membrane péri-trophique. Mais certains auteurs, à propos des pigments d'origine alimentaire colorant ou non le sang et l'hypoderme, ont mis en avant une autre explication : le pigment serait détruit par des diastases (GEROULD 1921) dans les cas de non pigmentation.

Cette hypothèse ne s'applique pas à notre cas. Lorsque le colorant ne colore ni le sang, ni les organes, c'est qu'il est arrêté par la paroi intestinale ou la péri-trophique et se trouve inchangé dans le bol fécal. Il se peut aussi, si le colorant est à faible dose, qu'il soit en totalité adsorbé par la péri-trophique.

JUCCI (1933-35) et MANUNTA (1935) ont étudié la coloration du cocon chez le Ver à soie en fonction de la couleur du sang. Dans les races à sang et à cocons jaunes, les pigments sont des carotinoïdes (carotène et xanto-

phylle) qui proviennent de la feuille, passent dans le sang et de là dans la glande séricigène. Dans les races à sang et à cocons verts, les pigments sont des flavones d'origine alimentaire. Ces races doivent leur caractère particulier au fait que leur intestin laisse passer les pigments qui émigrent dans le sang où ils sont pris ultérieurement par la glande séricigène.

La perméabilité aux pigments est un caractère mendélien ayant comme allélomorphe l'imperméabilité, d'où les couples : perméabilité aux flavons — imperméabilité; perméabilité aux caroténoïdes — imperméabilité. Les auteurs italiens ont, en outre, montré que la migration du pigment se fait à des époques variables avec les races.

En somme, les études génétiques, du point de vue physiologique, concordent pleinement avec les nôtres qui ont porté sur l'élimination des colorants vitaux. La glande séricigène à l'égard de certains colorants basiques (bleu de crésyle par ex.) et des pigments sanguins se comportent donc comme un véritable rein. Mais, il convient de souligner l'importance des facteurs raciaux qui règlent les perméabilités intestinale et glandulaire.

Des recherches entreprises par JUCCI, MANUNTA et nous-même, nous tirerons une autre conséquence : à savoir que les résultats contradictoires obtenus par de nombreux auteurs pratiquant les colorations *per os* ou *in vitro* tiennent très vraisemblablement à des causes génétiques.

4. — Rôle des facteurs physico-chimiques dans la coloration

Les conditions physico-chimiques qui régissent la prise de tel ou tel colorant par une cellule sont encore assez imprécises. KOPACZEWSKI (1934), qui a fait une revue critique très étendue des recherches relatives à ce problème difficile, écrit : « Le nombre de recherches sur ce sujet a singulièrement augmenté, mais son mécanisme reste aussi obscur que par le passé..., bien plus, on se rend compte que les auteurs sont loin d'être d'accord sur le fait même de pénétration ou de non pénétration d'une matière colorante dans une cellule animale ou végétale. » (p. 392.)

Il est bon d'insister sur une cause fréquente de désaccord entre les résultats obtenus par les divers chercheurs. Elle réside dans l'inconstance de la composition des colorants livrés par le commerce. KOPACZEWSKI y a constaté, entre autres différences, des variations de la conductibilité électrique « dans des proportions très accentuées ». Quant à nous, nous n'avons jamais pu nous procurer du bleu de Prusse réellement soluble.

Avec BETHE (1922) et RUHLAND (1923), nous confirmons l'importance de la charge électrique et du degré de dispersion. C'est même uniquement en fonction de la charge électrique qu'il faudra distinguer les colorants acides des colorants basiques et non en tenant compte de leurs formules, c'est-à-dire de leur composition chimique.

Dans le but d'éclaircir certains points, nous avons fait varier d'une manière méthodique trois facteurs, tout en utilisant les mêmes colorants :

Le facteur quantité, le pH des solutions et la tension superficielle.

I. — MODIFICATION DU FACTEUR QUANTITÉ

Nous avons augmenté progressivement les doses de 0 cmc. 05 à 0 cmc. 2 de rouge neutre et de bleu brillant de crésyle d'une part, de bleu trypan et de carminate d'ammoniaque d'autre part.

Si le bleu trypan, colorant colloïdo-électro-négatif se montre d'une grande constance dans son lieu d'élection, il n'en est pas de même du rouge neutre qui, à mesure qu'il y a accumulation du colorant, se fixe sur tous les organes les uns après les autres.

EXPÉRIENCE TYPE. — 12 larves de *S. mori* ont été injectées de rouge neutre 1 p. 100 dans liquide de Tyrode comme suit :

3 ont reçu 0 cmc. 05	3 ont reçu 0 cmc. 15
3 — 0 cmc. 1	3 — 0 cmc. 2

Les Vers sont autopsiés 24 heures plus tard. Extérieurement, ils se montrent de plus en plus colorés au fur et à mesure que la quantité injectée augmente. Différences très nettes surtout entre 0,05 et 0,1 et 0,1 et 0,15.

a) *Vers ayant reçu 0 cmc. 05 au plus de rouge neutre.* — Seul l'hypoderme a pris du rouge neutre. Un tube de Malpighi rosit d'une manière diffuse.

b) *Vers en ayant reçu 0 cmc. 1 au plus.* — Grande différence. L'hypoderme a pris du colorant, mais de plus : partie terminale du réservoir, intestin postérieur, tubes de Malpighi en partie, cellules péricardiales, œnocytes, tous faiblement colorés.

c) *Vers injectés de 0 cmc. 15 au plus.* — La progression se constate encore : jonction entre réservoir et tube conducteur de la soie, intestin postérieur (virage au jaune) et intestin moyen, tubes de Malpighi (virage au violet), cellules péricardiales rouges, œnocytes rouges.

d) *Vers injectés de 0 cmc. 2 au plus.* — Cette fois, tout est intensément coloré. La couleur est pourpre. Le réservoir et le tube producteur sont rouges, seul le tissu gras fait exception. Rouge neutre en granulations très nettes.

Conclusions. — A faible dose, le rouge neutre est fixé par l'hypoderme seul (0 cmc. 05 au plus), puis dans l'ordre par : tubes de Malpighi virant au violet, cellules péricardiales et œnocytes, réservoir antérieur, tube digestif (au jaune). La péri-trophique n'en adsorbe pas.

AUTRE EXPÉRIENCE AVEC LE BLEU TRYPAN. — 12 larves de *S. mori* ont été injectées de bleu trypan 1 p. 100 dans du Tyrode comme suit :

3 ont reçu 0 cmc. 05	3 ont reçu 0 cmc. 15
3 — 0 cmc. 1	3 — 0 cmc. 2

24 heures après. — Extérieurement, de 0 cmc. 05 à 0 cmc. 2, les larves ne présentent aucune différence.

1^o *Vers ayant reçu 0 cmc. 05 au plus.* — Electivement, cellules péricardiales et œnocytes ont pris le bleu trypan, mais faiblement, d'un bleu pâle cependant très net.

2^o *Vers ayant reçu 0 cmc. 1.* — Cellules péricardiales et œnocytes.

3^o *Vers en ayant reçu 0 cmc. 15.* — Cellules péricardiales et œnocytes en bleu plus foncé.

4^o *Vers en ayant reçu 0 cmc. 2.* — Cellules péricardiales et œnocytes presque bleu noir.

4 jours après l'injection. — Cellules péricardiales et œnocytes très bien colorées mais virant au bleu noir.

INJECTION DE CARMINATE D'AMMONIAQUE 1 p. 100. — 10 larves ont été injectées comme suit :

2 ont reçu 0 cmc. 05	3 ont reçu 0 cmc. 15
2 — 0 cmc. 10	3 — 0 cmc. 20

48 heures plus tard :

1^o *Vers ayant reçu 0 cmc. 05.* — Cellules péricardiales rose faible. Œnocytes, rose plus accusé.

2^o *Vers ayant reçu 0 cmc. 10.* — Cellules péricardiales et œnocytes plus rouges.

3^o *Vers ayant reçu 0 cmc. 15.* — Teinte encore plus accusée. Toujours les mêmes éléments colorés.

4^o *Vers ayant reçu 0 cmc. 20.* — Cette fois, couleur intensément rouge.

La péritrophique n'a rien adsorbé, en aucun cas. Ainsi il y a vraiment en passant de 0 cmc. 05 à 0 cmc. 2, une progression continue du rose au rouge vif.

INJECTION DE 0 cmc. 15 DE BLEU DE CRÉSYLE. — L'hypoderme se colore d'une façon diffuse; impossible d'y reconnaître des vacuoles même avec l'objectif à immersion. Toute la masse cytoplasmique prend une teinte vert-de-gris. Dans les cellules trichogènes, le cytoplasme est hyalin et on y découvre une infinité de petites vacuoles ou de granulations violacées.

Remarque. — Cette expérience portant sur la variation de la quantité injectée n'est plus intéressante à faire en ingestion puisque, dans ce dernier cas, l'accumulation croît normalement à chaque repas.

En résumé, la divergence de vues entre les auteurs, signalée par KOPACZEWSKI, peut déjà venir, pour les colorants basiques, de la quantité injectée, la fixation du colorant étant diversement réalisée selon les doses.

II. — MODIFICATION DU pH DES SOLUTIONS

Pour faire varier le pH des solutions, nous avons ajouté de la soude à 10 p. 100 ou de l'acide chlorhydrique de titre normal au liquide de

Tyrode servant aux injections, toutes les autres conditions de l'expérience restant égales.

INJECTION DE ROUGE NEUTRE EN SOLUTION A 2 p. 100 et de pH DIFFÉRENTS.

a) *Tyrode* pH 7,2. — 3 heures après l'injection, tous les organes ont pris du colorant, à l'exception de quelques cellules adipeuses. 19 heures après l'injection, beaucoup du rouge neutre est déjà éliminé par les tubes de Malpighi. La larve a un aspect seulement rosé.

b) *Tyrode* pH 4,7. — Hypoderme seul coloré.

c) *Tyrode* pH 8,1. — (Rouge neutre peu soluble, injection de la liqueur décantée qui est à peine jaunâtre.) Le liquide injecté devient rose dès qu'il est mélangé au sang.

Les tubes de Malpighi, les tubes de soie, les cellules péricardiales et les œnocytes, enfin l'intestin postérieur sont colorés. (La coloration de l'intestin postérieur n'est pas constante; les tubes de Malpighi sont toujours les plus nettement colorés.)

INJECTION DE ROUGE TRYPAN EN SOLUTION A 1 p. 100 A DES pH DIFFÉRENTS.

a) *Tyrode* pH 7,3. — Les œnocytes et cellules péricardiales sont colorées.

b) *Tyrode* pH 4,5. — Les larves se raidissent sous le choc de l'injection, mais la plupart au bout de peu de temps se remettent à manger. Œnocytes, cellules péricardiales colorées.

c) *Tyrode* pH 8,5. — Les larves immédiatement après l'injection deviennent flasques; une seule résiste et est disséquée 6 heures après l'injection. Coloration élective, mais diffuse, des œnocytes et cellules péricardiales.

Les expériences précédentes appellent une critique. Sans doute, nos solutions ont des pH différents, dûment mesurés; mais la solution colorante une fois introduite dans l'économie du Ver ne change-t-elle pas de pH à son tour? Est-ce que, grâce à des substances tampons contenues dans le sang, une régulation ne s'opère pas pour ramener le mélange sang-liquide injecté à un pH voisin de la normale. Nous ne disposions pas de moyens suffisamment précis pour répondre à cette objection. Cependant, étant donné la quantité relativement grande de liquide injecté, il nous paraît difficile qu'un rétablissement total de l'équilibre ionique puisse se faire rapidement à l'aide des substances tampons du sang.

III. — VARIATION DE LA TENSION SUPERFICIELLE

On sait que la saponine a le pouvoir de modifier la tension superficielle des solutions. Il était donc intéressant de suivre les changements de coloration possibles qu'une addition de saponine à une solution colorante déjà expérimentée provoquerait.

INJECTION DE ROUGE TRYPAN 1 p. 100 CONTENANT 1 p. 100 DE SAPONINE. — Sur cinq larves injectées, trois ne résistent pas et meurent au bout de 12 heures. Les deux

survivantes sont ouvertes, l'une 3 heures après l'injection, l'autre 26 heures après. Coloration des œnocytes et cellules péricardiales.

Comme on le constate, la coloration reste élective pour ce complexe cellulaire, quelles que soient les modifications apportées aux substances injectées.

III. — LA SIGNIFICATION PHYSIOLOGIQUE DES DIVERSES CELLULES COLORÉES

Dans quelles catégories physiologiques peut-on placer les éléments qui se sont colorés au cours des diverses expériences que nous avons effectuées ? C'est parce que, comme déjà nous l'avons dit, nous n'attribuons pas à toute cellule qui, dans une condition ou une autre a capté un colorant, un rôle excréteur, que nous avons recherché la signification physiologique des cellules séricigènes, de la muqueuse intestinale, des œnocytes et des cellules péricardiales.

Tout d'abord, rappelons la différence fondamentale qui existe, quant à la pénétration dans la cellule, entre les colorants acides et basiques. MOLLENDORF (1920), qui a méthodiquement étudié la question, estime que la charge électrique de la molécule colorante étant de première importance (voir plus bas, p. 108), les colorants acides seront soumis à d'autres règles que les basiques.

Nos résultats expérimentaux concordent avec ses vues. Il est de fait qu'un colorant basique peut colorer presque toute cellule, tandis qu'un colorant acide ne peut pénétrer que dans un nombre limité de sortes cellulaires. La perméabilité aux colorants basiques, tels que le rouge neutre, le bleu brillant de crésyle, etc., est une propriété commune à la plupart des cellules pour ne pas dire à toutes, tandis qu'elles opposent une barrière infranchissable aux colorants acides. Nous verrons plus loin que la prise de ceux-ci caractérise des cellules englobées sous le terme d'athrocytes. En outre, contrairement aux basiques, les colorants acides ne seraient « jamais accumulés post-vitalement ».

Pour de nombreux auteurs, le colorant acide se fixe électivement et librement dans le cytoplasme de cellules déterminées où il se présente sous forme de granules; le colorant basique précipite sur des éléments figurés, préalablement présents à l'intérieur du cytoplasme de presque toutes, sinon de toutes les sortes cellulaires. Mais cette distinction ne peut être poussée très loin. Les colorants s'accumulent directement au sein du cytoplasme où parfois même ils cristallisent.

Nous n'avons jamais obtenu la fixation de colorants acides, quels qu'ils

soient, par une cellule élaboratrice de soie. Différents sont les résultats obtenus avec les colorants basiques qui, à une dose ou à une autre, ont, à un moment donné, teint un segment au moins de l'appareil séricigène. Mais, la soie elle-même, à l'égard du rouge neutre par exemple, ou de l'orcéine, reste indifférente. JUCCI (1933) a obtenu avec ce dernier produit des cocons colorés. Cette expérience, répétée par nous sur une race varoise, ne nous a, en aucun cas, donné une coloration de la soie mais seulement de la glande séricigène après une assez longue alimentation. En revanche, pour le bleu brillant de crésyle, la glande séricigène se comporte comme un véritable rein ouvert. Le colorant ne se fixe pas définitivement sur les cellules séricigènes, qui fonctionnent comme des filtres au travers desquels le colorant passe et, arrivant ainsi dans la cavité de la glande, teint la soie qui s'y trouve. Le cocon obtenu est d'un beau bleu.

La glande séricigène est donc susceptible de tirer du sang une substance que, sans aucune modification, elle rejette dans la lumière. Ce seul fait suffit à montrer que dans certains cas, au moins, elle est excrétrice et pas seulement sécrétrice.

1. — Colorations vitales et membrane péritrophique

On sait que, chez les Insectes, l'intestin moyen se compose de trois portions dont les deux extrêmes ont, à leur intérieur, un revêtement chitineux tandis que la moyenne en est dépourvue. L'intestin moyen chez les Chenilles contient dans sa cavité un sac ouvert aux deux bouts et fait d'une membrane anhyste dite péritrophique qui se renouvelle à différentes reprises, indépendamment des mues. L'intima des intestins antérieur et postérieur est rejeté avec l'exuvie au cours de la mue. Nous ne reviendrons pas sur la question de l'origine de la membrane péritrophique. Nous renvoyons aux travaux récents de TAHIR-BEY (1929), de TCHANG-YUNG-TAÏ (1929) et d'AUBERTOT (1934).

Certains des colorants injectés dans l'hémocœle colorent la muqueuse intestinale. C'est le cas du rouge neutre qui apparaît dans l'épithélium sous forme de granules roses.

Le cas de beaucoup le plus intéressant est celui du rouge Congo qui, introduit dans l'organisme par injection, communique à la muqueuse de l'intestin une coloration diffuse. L'examen microscopique révèle qu'aucune granulation colorée n'est apparue dans l'épithélium. Il y a diffusion du rouge Congo dans la muqueuse de l'intestin moyen. Le colorant ne se

fixe pas sur les éléments cellulaires et filtre à travers la membrane digestive pour être arrêté électivement par la péritrophique qui l'adsorbe avec force. Elle se montre d'ailleurs si imperméable au rouge Congo que les déjections du Ver mises dans l'eau ne donnent aucune coloration. Si le rouge Congo est pris *per os*, la péritrophique arrête le colorant comme dans le cas précédent, mais en sens inverse. En conséquence, aucune cellule du Ver ne peut se colorer.

Le rouge de phénol donne des résultats un peu analogues. Quand il est ingéré, la membrane péritrophique l'adsorbe vivement et l'arrête mais le fixe moins fortement que le rouge Congo.

A l'orcéine, la membrane péritrophique oppose, dans une certaine limite, une barrière. Pendant les premiers jours d'alimentation colorée, seule, la péritrophique est violacée; mais, au bout de quinze à vingt jours, les glandes séricigènes prennent une légère teinte rosée qui atteste que le colorant ayant passé dans le sang a traversé auparavant la muqueuse intestinale. On peut admettre que la péritrophique adsorbe l'orcéine, mais que sa capacité d'adsorption a été dépassée; à ce moment, l'orcéine a pu franchir la membrane dialysante.

A l'égard de ces colorants basiques, la péritrophique des Vers sur lesquels nous avons expérimenté se montre totalement perméable au rouge neutre, au bleu brillant de crésyle (pas d'adsorption, péritrophique incolore), partiellement perméable à l'orcéine (adsorption incomplète, péritrophique colorée). On peut conclure de ces expériences que la péritrophique intervient vraisemblablement dans les échanges digestifs de l'Insecte.

Les expériences réalisées avec le bleu trypan sont d'un haut intérêt, car elles montrent que le colorant ingéré, franchissant la muqueuse intestinale, a subi des modifications probablement de nature physique. Nous savons que ce colorant, injecté, est pris par les œnocytes et les cellules péricardiales aussi bien chez *Galleria melonella* que chez *Sericaria mori*. Ingéré, il se fixe électivement sur l'hypoderme qu'il teinte plus ou moins fortement.

Il importe beaucoup de rappeler que toutes les races de Vers ne se comportent pas de la même façon à l'égard du bleu trypan. Il y a même mieux. Des Vers de même race provenant et de l'élevage de l'École nationale d'Agriculture de Montpellier et de la Station séricicole des Arcs, nous ont donné des résultats différents, la coloration de l'hypoderme étant bien plus intense dans les uns que dans les autres. Les Vers de race

Bagdad ne se sont pas colorés (p. 106). Ces différences sont en rapport avec l'obstacle physique qu'opposent l'intestin et la péritrophique à la pénétration du colorant. La membrane péritrophique adsorbe fortement d'ailleurs le bleu et le rouge trypan ainsi qu'en témoigne sa vive coloration. (Voir p. 104.) Dans tous les cas, la coloration des Vers est lente et se fait progressivement. Il faut plusieurs jours pour l'obtenir. Ce fait montre que les quantités traversant la péritrophique sont toujours très faibles. Le colorant se présente dans l'hypoderme sous forme de petites granulations disséminées entre les sphérules d'urates.

Rapportons enfin une expérience déjà mentionnée (p. 106) ayant trait à des larves de *Galleria melonella*. Après avoir nourri ces Chenilles du 22 au 28 janvier 1935 avec de la cire additionnée de bleu trypan, nous en avons examiné un certain nombre. Des coupes à travers l'intestin montrent que les granules bleus se trouvent exclusivement dans l'épithélium, localisés vers le pôle externe des cellules. Dans ce cas, l'épithélium intestinal capte le colorant, mais ne le laisse pas passer dans le sang. On pourra nous objecter que si l'expérience avait duré plus longtemps, l'hypoderme aurait pu présenter des traces de colorant. Nous avons nourri, durant leur vie entière, des Chenilles avec de la cire colorée sans que jamais l'hypoderme ne bleuisse.

Des divers faits exposés ci-dessus, nous tirons quelques conclusions :

1° La muqueuse intestinale peut assumer une fonction excrétrice à l'égard de certaines substances étrangères alors que, normalement, elle n'intervient que dans la digestion¹. Ainsi s'explique le passage du rouge Congo du sang sur la péritrophique.

2° La muqueuse intestinale est capable de modifier les substances qui la traversent. Ainsi s'explique que le bleu trypan, par exemple, ingéré et ayant traversé la paroi digestive, se fixe non plus sur les œnocytes et les cellules péricardiales, mais sur l'hypoderme.

3° La péritrophique joue à la manière d'une membrane dialysante, qui laisse passer certaines substances et en arrête d'autres.

1. CARLES (J.), BLANC (H.) et LEURET (Fr.) (1922) ont observé l'élimination de certains médicaments : citrate de fer, atropine, iodure de potassium, etc., par la muqueuse intestinale de Mammifères. L'intestin grêle et le gros intestin seraient capables d'éliminer chacun pour leur propre compte et de façon élective un certain nombre de substances étrangères à l'organisme.

L'intestin des Mammifères n'élimine pas que des substances introduites artificiellement dans les humeurs. Divers auteurs ont montré que la folliculine est éliminée à la fois par les reins et par l'intestin (les matières fécales contiennent des quantités appréciables de cette hormone).

Notons encore, que la branchie des Poissons téléostéens (SMITH H.-W. 1929), des Crustacés décapodes (MOLLITOR 1937) assument, outre leur fonction respiratoire, un rôle très important dans l'excrétion de l'ammoniaque.

2. — Signification physiologique des œnocytes et des cellules péricardiales

Des opinions très diverses ont été émises sur le rôle joué dans la physiologie des Insectes par les œnocytes et les cellules péricardiales. Nous renvoyons pour l'historique de la question aux ouvrages de HOLLANDE, qui leur sont consacrés (1914-15, 1923), et nous contentons de citer les principales théories.

Rappelons que les œnocytes ont été découverts par FABRE en 1865 et les cellules péricardiales par LEYDIG en 1866. Les œnocytes furent considérés comme cellules excrétrices (SIRODOT 1858, WIELOWIEJSKI 1886, BERLESE 1899, HOLMGREN 1902, WEISSENBERG 1907), ou comme cellules glandulaires (KOWALEWSKY 1887, GRABER 1890-91, VERNON et BISSON 1891, STENDELL 1911-12, VERNON 1912).

Quant aux cellules péricardiales, on en a fait successivement des éléments siège de l'hématose (GRABER 1872-73), des cellules nerveuses apôlaires (DOGIEL 1877, 1890-91), des cellules glandulaires (VERNON 1910), des cellules de soutien du cœur (MASSONAT 1909), enfin et surtout des cellules excrétrices (KOWALEWSKY 1889-92, GRANDIS 1890, CUÉNOT 1896, BRUNTZ 1904-1909).

D'après HOLLANDE (1914), les œnocytes élaboreraient de la cire (d'où leur nom de « cérodécytes »), et les cellules péricardiales neutraliseraient les substances alcalines en excès dans le sang et absorberaient certaines substances « albuminoïdes » qu'elles cliveraient, puis rejetteraient.

PAILLOT et NOËL (1928) observent, dans les cellules péricardiales du Ver à soie, pendant la mue, « la transformation des chondriosomes en plastas albuminoïdes ».

De la lecture des mémoires de HOLLANDE et de ceux qui leur sont postérieurs ressort l'impression que nous ne connaissons pas tout du rôle de ces deux catégories cellulaires.

Pour nous, nous ne saurions séparer l'étude des œnocytes de celle des cellules péricardiales. Jamais nous n'avons pu isoler par des différences d'affinités tinctoriales une de ces catégories cellulaires de l'autre. Sans doute, la cellule péricardiale capte plus vite et l'œnocyte plus intensément le colorant, mais ce sont là de simples questions de degrés, ainsi qu'en témoigne l'expérience suivante :

Une injection de 0 cmc. 05 de bleu trypan est faite au même moment à trois Chenilles du même âge : 10 minutes après l'inoculation, le colorant ne s'est encore fixé sur aucun organe ; 20 minutes après l'inocu-

lation, les cellules péricardiales prélevées montrent un halo bleu; les œnocytes n'ont rien capté encore; 30 minutes après l'inoculation, les cellules péricardiales et les œnocytes sont bleutés mais encore d'une manière diffuse.

C'est encore simultanément, qu'aux approches de la métamorphose, dans les races de Vers à sang coloré, les deux sortes de cellules se chargent peu à peu de pigments jusqu'à la nymphose.

BRUNTZ englobe les œnocytes et les cellules péricardiales sous le même terme de *néphrocytes* qui a été créé par DE RIBEAUCOURT (1901) pour remplacer celui de « rein d'accumulation ». Est un *néphrocyte* « toute cellule ne formant pas un appareil et dont l'excrétion permanente ou passagère s'opère directement ou indirectement ». C'est donc une appellation qui implique nécessairement un rôle excréteur.

Or, les résultats de nos expériences établissent que certains colloïdes pris par le « *néphrocyte* » ne sont évacués qu'avec une extrême lenteur. Nous avons vu du bleu trypan, du rouge trypan, absorbés électivement par les cellules péricardiales et les œnocytes, être désassimilés lentement et repris par les tubes de Malpighi. Nous rapportons en exemple le cas d'une Chenille inoculée à faible dose de rouge trypan le 20 juin et qui, ouverte le 9 juillet, c'est-à-dire 19 jours après, montre des œnocytes et des cellules péricardiales apparemment incolores; en réalité, l'examen au microscope en révèle des traces plus visibles dans les cellules péricardiales que dans les œnocytes. Assurément, il y a eu rejet par ces cellules du colorant fixé, mais elles en ont eu peu à désassimiler puisque la quantité lancée dans l'hémocœle était minime.

D'autre part, du bleu trypan, du rouge trypan, après 10, 13, 20 jours et plus d'injection, se retrouvent en granulations très colorées dans les cellules péricardiales et les œnocytes. HOLLANDE (1923) a même observé le carminate d'ammoniaque dans le protoplasme des cellules péricardiales d'une chenille du Bombyx de la ronce (p. 217), sous forme d'amas, « trois mois et même plus après l'injection ». Nous-même avons retrouvé, dans l'imagó d'un Ver à soie injecté de bleu trypan, des cellules péricardiales et des œnocytes parfaitement bleus.

A ce propos, opposons le fait que le rouge neutre pris par œnocytes et cellules péricardiales après 24 heures de régime aux feuilles colorées est complètement et rapidement éliminé. Il est vrai que la quantité ayant pénétré dans les cellules après un régime aussi bref est très faible. La preuve, c'est que ce même rouge neutre accumulé pendant 2 à 3 semaines

n'est plus évacué en totalité ni par la cellule péricardiale ni par l'œnocyte.

Comme on le constate, ce ne sont pas ces expériences qui permettent vraiment d'impartir à la cellule péricardiale et à l'œnocyte une fonction excrétrice. Elles montrent seulement que la cellule a la possibilité de rejeter une certaine quantité de la substance étrangère qu'elle avait absorbée mais non la totalité.

C'est le moment de rapporter que divers auteurs ont émis avec force l'hypothèse que les œnocytes représenteraient une glande à sécrétion interne diffuse dans l'organisme. L'hormone sécrétée tiendrait sous sa dépendance le mécanisme de la mue.

Nous avons essayé d'établir expérimentalement le bien-fondé de cette hypothèse. Nous avons prélevé les œnocytes à l'exclusion de toute autre cellule. Au 5^e âge du Ver, ils se distinguent avec netteté du tissu adipeux environnant. Nous les avons recueillis soit directement dans du liquide de Tyrode de pH 7, soit en leur appliquant un traitement particulier¹. Nous avons injecté ces solutions à des Chenilles sortant de leur troisième mue, tandis que nous prenions pour témoins des Chenilles du même âge maintenues au régime normal. Celles qui avaient reçu une seule injection de 0 cmc. 1 environ d'extrait d'œnocytes dans le Tyrode ont manifesté une accélération du temps de mue de l'ordre de quelques heures. Le résultat ne peut être attribué avec certitude à l'extrait injecté, car le temps gagné est trop faible par rapport à la durée du 4^e âge (une dizaine de jours), et peut être dû au simple traumatisme occasionné par la piqûre.

Immédiatement après l'injection de l'extrait, toutes les chenilles manifestent une agitation inusitée; elles redressent tête et thorax qu'elles balancent presque rythmiquement à droite et à gauche. Souvent après une injection de colorant, la larve, pendant quelques minutes, a des mouvements ralentis; ici, au contraire, elle manifeste une excitation vraiment extraordinaire qui cesse au bout de quelques minutes.

A deux autres lots, nous avons inoculé trois fois de suite, à un jour d'intervalle, une même quantité d'extrait d'œnocytes mais en solution dans le bicarbonate de soude et le phosphate de soude. Les larves soumises à ces deux régimes se sont comportées pareillement. Aucun changement après la première injection, ralentissement d'activité après la

1. Les cellules desséchées dans le vide ou directement à l'air sont traitées par du bicarbonate de soude au 1/10 ou du phosphate acide de soude au 1/10 dans l'eau distillée. (Méthode indiquée par M. le professeur HOLLANDE.)

seconde, engourdissement atteignant 24 heures après la troisième, puis mort. La période d'engourdissement était peut-être assimilable à la période de sommeil qui précède la mue, mais cela est bien douteux.

Malgré l'échec de nos expériences que nous reprendrons lors du premier élevage possible, nous ne pouvons nous défendre de croire à l'intervention des œnocytes dans la mue et peut-être même dans la métamorphose. A l'appui de cette manière de voir viennent les expériences de BUDDENBROCK (1931), qui a hâté l'exuviation des Sphingides en leur inoculant du sang d'individus en imminence de mue.

Nous nous demandons maintenant si les dernières solutions injectées ne contenaient pas une proportion trop forte d'extraits. Dès lors, nous ne pouvons apporter un fait bien positif.

Nous sommes d'accord avec HOLLANDE pour ce qui a trait aux cellules péricardiales, pour ne croire ni à leur rôle hémosique, ni à leur rôle hématopoïétique, ni à leur fonction de soutien. Lorsque HOLLANDE a rédigé son grand mémoire sur la cellule péricardiale, les notions d'athrocytose, de colloïdopexie, ainsi que les connaissances sur les propriétés des substances colorantes en fonction de leur charge électrique étaient toutes nouvelles et n'avaient reçu qu'un très petit nombre d'applications. Dans ces conditions, on comprend que HOLLANDE n'ait pu en tenir compte.

Nous montrons plus loin que les cellules péricardiales ont une grande analogie physiologique avec les athrocytes qui constituent le système réticulo-endothélial des Vertébrés. C'est à ce propos que nous exprimons notre opinion sur la signification physiologique des cellules péricardiales et nous y envoyons le lecteur (p. 120).

Nos hésitations sur la physiologie des cellules péricardiales et des œnocytes seraient levées si on avait la possibilité d'extirper ces éléments sans tuer l'Insecte. Malheureusement, dans l'état actuel de la technique, on ne voit pas comment on pourrait y parvenir.

Quant à la sécrétion de la cire par les œnocytes nous ne la mettrons pas en doute pour les vingt espèces dans lesquelles HOLLANDE l'a directement observée. Mais, en dépit d'examen répétés, nous n'avons pu la déceler chez le Ver à soie. A la suggestion de M. HOLLANDE lui-même, nous avons nourri des Chenilles avec des feuilles de Mûrier partiellement déshydratées, de façon à concentrer le contenu des œnocytes et à rendre plus apparente la formation de la cire. Aucun résultat positif n'a pu être enregistré. Dans les Vers soumis à ce régime, les œnocytes et le tissu gras sont même difficiles à séparer. Ce traitement est d'ailleurs fatal au Ver

à soie. La mortalité atteint à la longue 100 p. 100; aucun Ver ne parvient à se métamorphoser¹.

Quant aux pigments des œnocytes, nous partageons entièrement l'opinion de HOLLANDE. Ces substances sont bien d'origine alimentaire. Les œnocytes les retirent du sang comme ils prennent les colorants; la plupart de ces pigments nous ont paru être des lipochromes. Jamais, nous n'avons vu dans le cytoplasme de cristaux ou de concrétions uriques.

IV. — LA NOTION DE SYSTÈME RÉTICULO-ENDOTHÉLIAL

Dans une note à l'Académie des sciences (GRASSÉ et LESPERON 1935), nous avons émis l'hypothèse d'une analogie entre le système réticulo-endothélial des Vertébrés et le complexe cellulaire œnocytes-cellules péricardiales des Insectes. Des expériences étaient alors en cours, expériences reprises et poursuivies depuis, qui permettent de faire apparaître nettement les ressemblances entre ces deux systèmes comme aussi les différences.

C'est à ASCHOFF (1924), que l'on doit la notion de système réticulo-endothélial ou système hystiocytaire, qui réunit sous une même appellation « toute une catégorie d'éléments cellulaires susceptibles de reprendre, chez l'adulte, des caractères mésenchymateux et, au surplus, de présenter une propriété essentielle, commune à tous les types envisagés, celle de capter des particules colloïdales en suspension dans les humeurs, en un mot de se comporter comme des phagocytes » (P. FLORENTIN 1933).

En somme, toute cellule faisant partie du système réticulo-endothélial doit posséder le pouvoir de microphagocytose et a souvent la faculté de devenir mobile.

Ce système a pu être mis en évidence chez les Vertébrés par la méthode des colorations vitales. Il se comporte comme « l'anode naturelle du corps » (Albert DU BOIS 1934); en effet, ses éléments ont la propriété de capter les colorants vitaux anodiques, les métaux colloïdaux, les suspensions colloïdales à gros grains. Pour cette raison, GÉRARD et CORDIRE (1934) ont pu écrire : « On réunit sous la dénomination de système réticulo-endothélial un ensemble de cellules jouissant toutes de la propriété d'absorber et de fixer sous forme granulaire les colloïdes électro-négatifs

1. Les feuilles à déshydrater sont repassées avec un fer électrique entre des feuilles de papier filtre. Le tissu gras des Vers nourris avec du mûrier déshydraté est très peu développé et contient une quantité minime d'enclaves lipidiques.

injectés dans l'organisme (trypan bleu, carmin, colloïdes organo-métalliques, ainsi que certaines substances endogènes (pigments d'origine hématique) ».

Ce sont là donc des phénomènes de colloïdopexie, de chromopexie (VOLKONSKY 1933) que GÉRARD et CORDIER préfèrent qualifier de « phénomène d'athrocytose » appellation qui, disent-ils, a l'avantage de dériver d'un terme bien connu, athrocyte, proposé par BURIAN. (BURIAN appelle athrocytes les éléments quels qu'ils soient qui captent les couleurs des injections physiologiques.)

Envisagés du point de vue de l'athrocytose, les cellules péricardiales et les œnocytes des Lépidoptères s'identifieraient au système réticulo-endothélial. Bien que leurs origines soient distinctes car, nous l'avons déjà dit, les œnocytes dérivent de l'ectoderme et les cellules péricardiales du mésoderme, ils prennent avec constance et électivité par la voie hémocœlique, le bleu trypan, le rouge trypan, le carminate d'ammoniaque. A leur égard, ils manifestent d'une spécificité qui est à comparer, point par point, à la capture de ces mêmes colorants par les cellules du système réticulo-endothélial.

Est-ce que l'analogie peut aller plus loin ? A. DU BORS dit que la fixation vitale et simultanée de deux ou plusieurs corps anodiques est possible. Nous avons donc essayé d'introduire dans l'économie de l'animal une solution de bleu trypan et une solution de rouge trypan ou de carminate d'ammoniaque. Le résultat, maintes fois vérifié, est le suivant : cellules péricardiales et œnocytes absorbent électivement ces deux colorants qui se trouvent localisés en des points distincts de la cellule. Ils ne se superposent pas, mais occupent des territoires cytoplasmiques différents.

INJECTION DE BLEU TRYPAN 1 p. 100 A DES VERS A SOIE AYANT REÇU 4 JOURS AUPARAVANT DU CARMINATE D'AMMONIAQUE EN INJECTION. — 1^{er} sujet ouvert 2 heures après l'injection de bleu trypan. Couleur bleue dominante, mais d'un bleu noir et non franc, des cellules péricardiales et des œnocytes.

2^e sujet ouvert 4 heures après l'injection. Couleur nettement violette. A première vue, il semble tout à fait que carminate d'ammoniaque et bleu trypan se sont superposés et ont composé ensemble cette couleur violette. A l'observation microscopique, les zones rouges et bleues sont nettement distinctes.

Des injections de 0 cmc. 05 à 0 cmc. 1 de bleu trypan, par exemple, ont été faites plusieurs jours de suite à un même animal. D'abord bleu, le colorant de plus en plus condensé vire au noir, mais à aucun moment nous ne voyons d'autres catégories cellulaires entrer en jeu. Aucun

« élément de réserve » n'intervient en acquérant la fonction athrocytaire.

Cellules péricardiales et œnocytes semblent vraiment représenter un système bien autonome fixant les colorants anodiques sous la forme granulaire.

Chez les Vertébrés, certaines substances excitent ou bloquent le système réticulo-endothélial. Puisque, jamais, nous ne voyons de cellules étrangères aux œnocytes et aux cellules péricardiales assumer une fonction semblable à la leur, il ne nous est pas possible de parler d'excitation; nous n'avons aucun moyen de la reconnaître, tous les éléments de la même catégorie prenant du colorant.

Reste le blocage. Le système est dit « bloqué » quand sa capacité d'absorption est atteinte ou dépassée. Il semble normal, en effet, que le complexe cellulaire envisagé ne puisse plus, au bout de plusieurs injections, capter de colorant, en résumé qu'il soit saturé. C'est là un fait en apparence anormal que des cellules puissent, indéfiniment, fixer un corps étranger. C'est pourtant ce qui se produit chez le Ver à soie. Evidemment, nous savons qu'œnocytes et cellules péricardiales sont susceptibles d'excréter quelques particules de bleu trypan ou de carminate qui sont reprises par les tubes de Malpighi, mais la quantité éliminée est loin de compenser celle qui est injectée. L'animal, au bout de plusieurs injections, meurt sans avoir auparavant manifesté de blocage. La mort est due, sans doute à l'incapacité (pour nous indécélable) des cellules péricardiales et des œnocytes à retirer du sang le colorant vraisemblablement toxique.

Des substances telle que la trypaflavine (GÉRARD et CORDIER), la chlorophylle (DUSTIN), le lait ont provoqué un blocage du système réticulo-endothélial des Vertébrés. De ces trois substances, nous n'avons obtenu le blocage qu'avec la chlorophylle. En ce qui concerne la trypaflavine et le lait, nous n'avons jamais abouti à l'arrêt des propriétés absorbantes à l'égard du bleu trypan, des œnocytes et des cellules péricardiales. Une anomalie apparaît cependant, car jamais nous ne retrouvons les colloïdes colorés, sous forme de grains comme d'ordinaire. Ils se montrent en quantité appréciable d'ailleurs, mais en nappe diffuse.

VERS INJECTÉS DE CHLOROPHYLLE DISSOUTE DANS L'HUILE (0 cmc. 05 et 0 cmc. 10). — Six Vers ont été traités. Leur tête grossit énormément. Les Vers se courbent et se rejettent de côté. Ils se remettent assez vite du choc opératoire et se portent fort bien par la suite. Aucun ne meurt; la tête reprend son volume normal. A l'examen, résultat très intéressant : le cœur, à sa partie supérieure, jusqu'au niveau environ de la 3^e paire de fausses pattes abdominales, contient précisément l'huile additionnée de

chlorophylle. Il est hypertrophié, gonflé à la partie antérieure, l'huile ne passant qu'avec peine. Des globules huileux sont répartis çà et là dans tout l'organisme de l'animal.

Cinq jours après l'injection de chlorophylle les Vers restant reçoivent du bleu trypan 1 p. 100 dans le liquide de Tyrode. Aucune trace de colorant n'est observée dans les cellules péricardiales et œnocytes.

INJECTION DE SOUDAN III DISSOUS DANS L'HUILE D'OLIVE. — Neuf Vers à soie reçoivent 0 cmc. 05 de Soudan III à 1 p. 100. Ils réagissent très vivement : tête énorme, corps recroquevillé en boule. Même apparence que ceux injectés de chlorophylle. 48 heures après, l'autopsie est faite. On observe un aspect légèrement rosé, un thorax gonflé. Les gouttes d'huile très colorées se voient nettement dans la cavité sanguine. Le cœur contient de l'huile colorée. Aucun organe n'a pris le colorant. Les tubes de Malpighi dans leur portion distale sont gonflés et blanc laiteux. Le corps adipeux est remarquablement transparent et semble diminué. Le tube digestif est vide d'aliments. Douze jours après l'injection, l'huile non éliminée se présente toujours en gouttelettes colorées, massées surtout dans la partie antérieure du corps sous le tube digestif. Œnocytes et cellules péricardiales ne sont pas bloqués.

Une des Chenilles ainsi traitées s'est métamorphosée; les gouttelettes d'huile colorée restaient libres dans l'hémocœle.

INJECTION DE TRYPAFLAVINE A 1 p. 1000 DANS L'EAU DISTILLÉE. — L'injection de bleu trypan est faite 12 heures après celle de trypaflavine. 3 jours après, l'autopsie montre des cellules péricardiales très bleues, des œnocytes presque noirs. La coloration est intense.

INJECTION DE LAIT (0 cmc. 05 au plus). — Une injection de bleu trypan faite 24 heures après celle de lait provoque une coloration des cellules péricardiales et des œnocytes, mais une coloration diffuse.

Une modification du pouvoir fonctionnel des cellules péricardiales et des œnocytes a été l'aboutissement de ces essais de blocage, mais à cela s'arrêtent nos observations.

L'arsenic ou plutôt des composés organiques arsenicaux, à savoir arrhénal, cacodylate, atoxyl, connus comme poisons caryoclasiques ont eu sur les Vers un effet très toxique. La mortalité a été grande et leur effet pycnotique sur les noyaux des globules sanguins n'est pas douteux.

En résumé, les cellules péricardiales et les œnocytes présentent à l'égard des colorants anodiques des propriétés toujours semblables et forment ainsi un système cellulaire complexe dont tous les éléments n'ont pas la même origine embryonnaire, qui se rapproche, par son affinité pour certains colloïdes, du système réticulo-endothélial des Vertébrés. Malgré que nous n'ayons pu obtenir de façon constante le blocage, nous pensons que le système R. E. joue dans l'organisme de l'Insecte un rôle très à part, l'ultra-phagocytose des colloïdes électro-négatifs.

Pour se prononcer sur la signification du complexe cellules péricardiales-œnocytes, il faudrait, tout d'abord, que la notion de système réticulo-endothélial soit mieux définie par les histo-physiologistes. Si nous les avons bien compris, le système réticulo-endothélial d'un Vertébré correspond aux éléments du tissu conjonctif qui ont la propriété de prendre les colloïdes électro-négatifs. Cette propriété est manifestement de l'athrocytose. Les cellules du segment en brosse des tubes urinaires sont également des athrocytes (voir à ce propos la mise au point de Pol GÉRARD 1936).

Œnocytes et cellules péricardiales chez les Lépidoptères se comportent comme des athrocytes avec, cependant, certaines particularités. Ces éléments, comme on a pu le voir par l'exposé de nos expériences, se refusent à prendre l'encre de Chine. Chez eux, l'athrocytose se fait pour des sols dans lesquels la substance dispersée est faite de particules très petites. Il est probable que le rayon particulaire des substances prises par eux est compris entre les limites suivantes : un peu au-dessous de $a = 6,6$ Ångströms (bleu trypan), mais n'atteignant pas $a = 10,8$ Ångströms (encre bactériologique R. A. L.). Le carminate d'Ammoniaque qui est pris aussi a un rayon particulaire égal à $10,2$ Ångströms.

Pour plus de clarté, nous réunissons ces données en un tableau succinct :

6,5 Ångströms	10,2 Å	10,8 Å
bleu trypan	carminate	encre de Chine
	d'ammoniaque	(non prise)

La plupart des athrocytes des Vertébrés prennent des substances telles que la chlorophylle, le saccharate de fer, l'encre de Chine à gros grains, qui, toutes, ont des particules de dimension élevée (jusqu'à 1.000 Ångströms). GÉRARD et CORDIER ont même pu établir que le long du segment à bordure en brosse existait un gradient de perméabilité, les cellules, selon leur position, fixant des substances d'un coefficient de diffusion et d'un rayon particulaire déterminés.

Nous en concluons que le fait de ne pas prendre tous les colloïdes électro-négatifs n'exclut pas la fonction athrocytaire. Ainsi cellules péricardiales et œnocytes, au moins à l'égard des substances de $6,5$ Å à $10,2$ Å la manifestent.

La notion d'appareil réticulo-endothélial a plutôt un sens physiologique qu'un sens morphologique. En conséquence, nous pouvons ne pas

tenir compte du fait que les œnocytes et les cellules péricardiales ne sont pas des éléments conjonctifs. D'ailleurs, le problème du tissu conjonctif chez l'Insecte attend toujours sa solution¹.

Si l'on s'en rapporte à l'important travail que HOLLANDE a consacré à la cellule péricardiale, on constate que plusieurs des propriétés que ce biologiste attribue à ces éléments sont également l'apanage du système réticulo-endothélial des Vertébrés. Citons entre autres l'absorption de certaines albumines et une intervention à peu près certaine dans les processus de l'immunité.

Nous pouvons, dès maintenant, formuler notre conclusion quant à la physiologie des cellules péricardiales. Elles représentent chez l'Insecte une catégorie d'athrocytes qui, de par leurs propriétés, ont les plus grandes analogies avec les éléments du système réticulo-endothélial des Vertébrés.

Sur le rôle des œnocytes, nous serons plus réservée. Si nous nous en tenions à nos propres expériences faites sur le Ver à soie, nous serions naturellement amenée à leur attribuer un rôle très voisin de celui des cellules péricardiales, mais par les travaux d'autres auteurs, nous savons que, chez divers Insectes, les œnocytes n'ont pas à l'égard des colorants les mêmes réactions que les cellules péricardiales.

En tenant compte de ces données qui, dans bien des cas cependant mériteraient d'être révisées, nous estimons que les œnocytes, physiologiquement apparentés aux cellules péricardiales, n'ont pas, chez tous les Insectes, les mêmes propriétés athrocytaires.

V. — LA SOIE EST-ELLE UN PRODUIT D'EXCRÉTION? LA SIGNIFICATION BIOLOGIQUE DU COCON

Dans les pages précédentes, nous avons tenté par diverses expériences de reconnaître si la glande séricigène peut être assimilée à un organe excréteur. Mais nous nous sommes bornée à étudier des mécanismes physiologiques; il nous reste à examiner si la soie, par son rôle dans le métabolisme général, a la signification d'un déchet. Car, il faut toujours en revenir là; l'organe excréteur est celui qui épure l'organisme d'une façon ou d'une autre en le débarrassant des substances toxiques ou inutiles.

1. BRUNTZ écrit à propos des larves de Lépidoptères « le conjonctif a évolué dans deux sens, pour donner des cellules de réserve (tissu gras) et des cellules excrétrices ». Rappelons encore que les œnocytes de beaucoup d'Insectes manifestent des mouvements amiboïdes (Ch. PÉREZ (1901), HOLLANDE, 1914-15).

Ce problème entraîne deux ordres de recherches distincts : 1^o Étude du métabolisme des substances protéiques chez le Ver ; 2^o Détermination de la toxicité de la soie à l'égard de l'animal.

Nos moyens de travail ne nous permettaient pas d'entreprendre, d'une manière suffisamment précise les recherches du premier ordre. Mais nous disposons d'un ensemble de faits qui nous serviront, pour le moins, à poser correctement la question. La sécrétion de la soie n'est pas liée à l'ingestion d'un excès de substances protéiques, pas plus qu'à une qualité particulière de l'alimentation. Le Ver nouveau-né qui s'est nourri exclusivement du vitellus ovulaire file de la soie dès qu'il voit le jour. Ainsi, le processus séricigène n'est pas chez *Serica mori* sous la dépendance stricte d'une alimentation végétale déterminée. D'ailleurs, les Chenilles qui se nourrissent de matières animales (Teignes des fourrures, Chenilles parasites : *Talpochara scitula*, par exemple) sécrètent de la soie tout comme les autres. Et il est des Chenilles, exclusivement phytophages, qui sécrètent des quantités infimes de soie ; c'est le cas de la plupart des Rhopalocères à chrysalides des types « succeint » et « suspendu ».

Si nous sortons de l'ordre des Lépidoptères, nous faisons des constatations analogues. Les Trichoptères, qu'ils soient végétariens ou carnassiers, font de la soie. Les Hydrophiles phytophages, les Fourmilions et les Araignées, hémophages, en élaborent également.

Ainsi, quelle que soit l'origine des substances protéiques ingérées, le processus séricigène peut s'accomplir.

PIGORINI (1917) a augmenté la ration en substances protéiques d'un lot de Vers à soie en arrosant des feuilles de Mûrier avec une solution à 2,5 p. 100 de glycocolle. La soie filée par les Vers ainsi nourris fut plus riche en azote et en fibroïne. Mais PIGORINI ne donne aucun chiffre et la portée de ses résultats en est singulièrement diminuée.

Sans connaître l'expérience de PIGORINI, nous avons élevé des Vers avec des feuilles saupoudrées de peptone. Les animaux supportent très mal ce régime, effectuent leurs premières mues, mais s'alimentent peu, gardent relativement une taille inférieure à la taille normale et nous n'avons réussi à conduire aucun d'eux jusqu'à la métamorphose. D'ailleurs, même si nos résultats avaient été plus positifs, ils n'auraient pas fait progresser beaucoup nos connaissances, car ils ne nous auraient pas renseignée sur le mécanisme interne du phénomène.

On sait que la dégradation des substances protéiques est, en général, moins poussée chez les Invertébrés que chez les Vertébrés (DELAUNAY

1931), d'où, dans leurs excréments, l'abondance relative de maints composés aminés. Mais cela n'est guère le cas des Insectes qui sont de grands producteurs d'acide urique; ainsi, d'après FARKAS (1903), 85,8 p. 100 de l'azote excrété par le Ver à soie l'est sous la forme d'acide urique. On peut toutefois imaginer qu'à côté de cette dégradation totale des protides, il en existe une autre beaucoup moins accentuée qui, en particulier, ne comporterait pas le processus de désamination. Or, il ne s'agit nullement d'une hypothèse. L'urine des Mammifères contient une quantité dosable d'azote sous la forme aminée (de 0,5 à 3 p. 100 de l'azote total). Chez les Invertébrés, l'excrétion d'acides aminés est d'une grande importance. D'après DELAUNAY (1931), elle atteindrait en moyenne de 5 à 20 p. 100 de l'azote total, avec un maximum de 20 à 30 p. 100 chez les Échinodermes.

L'azote sous la forme aminée est utilisable par les organismes animaux. Doit-on en conclure que le métabolisme des protides est imparfait chez les Invertébrés et que son rendement est inférieur à celui des Vertébrés? C'est possible, mais la chimie de la digestion et de l'assimilation chez les Invertébrés est trop peu avancée pour que l'on puisse se prononcer.

Tout se passe, semble-t-il, comme si certains acides aminés provenant de la digestion ou de la dégradation, dans le sang ou les tissus, de complexes protéiques, par leur nature chimique, leurs qualités spécifiques, seraient inutilisables par l'organisme. Le processus de désamination ne porterait que sur une partie des acides aminés, peut-être qualitativement particuliers¹.

Voici alors l'interprétation physiologique que nous donnons de la soie. Tandis que dans l'immense majorité des Invertébrés, les acides aminés inutilisables sont rejetés avec les fèces par les organes excréteurs du type ordinaire, chez les Arthropodes séricigènes, des glandes particulières ou une partie spécialisée des reins (cas des tubes de Malpighi de *Lebia*, des Planipennes...) assurent cette fonction². La glande retire du sang les acides aminés. Mais, il est vraisemblable que pour en faire de la soie, elle leur impose quelques modifications chimiques. En fait, si nous connaissons les produits d'hydrolyse de la soie (voir page 26), nous restons ignorants de sa constitution chimique réelle, d'où le doute sur la nature même de ces modifications.

1. La faiblesse relative de la désamination chez les Invertébrés ne tiendrait-elle pas à l'absence de foie?

2. Tous les acides aminés chez les Chenilles ne sont d'ailleurs pas éliminés par la soie; on en trouve, dans les excréments, une certaine quantité.

Physiologiquement, les glandes séricigènes mériteraient d'être comprises parmi les organes excréteurs spécialisés. Nous avons l'espoir que la connaissance plus précise du métabolisme des protides chez les Arthropodes confirmera notre manière de voir.

Avant d'en finir avec ce problème, faisons remarquer que notre interprétation physiologique cadre bien avec les faits cytologiques. La sécrétion de la soie a plus les caractères d'une filtration que de la production d'une substance à partir d'un organite cellulaire déterminé.

Reste à exposer nos recherches sur la toxicité de la soie.

Nous avons réussi à empêcher des larves d'expulser leur soie. Déjà, quelques auteurs avaient essayé de provoquer la rétention de la soie. GILSON (1890) l'avait réalisée de plusieurs manières chez des Chenilles de Bombyx du Mûrier. Il avait d'abord tenté d'obturer la « canule mentionnière » à l'aide de substances coagulables. Puis, il pratiqua la ligature

de la glande et devant les mauvais résultats obtenus ligatura le corps de la larve. Après ce traitement, il aurait constaté l'apparition d'enclaves de soie à l'intérieur même des noyaux glandulaires. COUVREUR et CLÉMENT (1919-23) ont essayé de la provoquer par la suspension de larves. Des Chenilles tenues en l'air par un fil attaché à une patte ne peuvent fixer leur bave à un substrat et sont dans l'impossibilité de filer. Les auteurs notent la mort et le noircissement des Vers si la rétention est suffisante. Chez les larves normales, une injection de tyrosine conduit au même résultat.



FIG. XXXIII. *Sericaria mori*. Chrysalide provenant d'une larve à filière cautérisée; les moignons alaires sont déjà formés $\times 2,5$.

Nous sommes arrivée à provoquer la rétention complète de la soie par cautérisation de la filière¹. Des Chenilles, appliquées dorsalement sur un liège et solidement ligotées ont été opérées à l'aide d'un micro-galvano-cautère, manipulé sous la loupe binoculaire. La cautérisation, par cette technique, peut très facilement être limitée à l'extrémité de la filière. Au moment de

1. Après avoir opéré ainsi nos Vers, nous nous sommes aperçue que CLÉMENT et COUVREUR avaient pratiqué la « cautérisation de l'ouverture », mais il est vraisemblable que leur opération a été imparfaitement conduite étant donné qu'elle a abouti constamment à la mort de l'animal.

l'opération, signalons que les Vers vomissent plusieurs gouttes du contenu de l'intestin antérieur. Après ce traitement les larves recommencent à se nourrir et ne semblent nullement incommodées. Le choc opératoire est insignifiant. Aux approches de la métamorphose, les larves restent à peu près immobiles et ne s'alimentent plus. A l'égal de celles qui entreprennent le tissage du cocon, elles deviennent jaunâtres, translucides et se raccourcissent. Puis elles commencent leur métamorphose et se transforment en chrysalides nues.

Nous donnons un dessin (fig. xxxiii) d'une de ces chrysalides nues qui a déjà des moignons alaires.

Il est intéressant de remarquer que la cautérisation n'empêche pas nécessairement la mue. Beaucoup d'importance était

accordée jusqu'à maintenant aux fils de soie que la larve émet au moment de ses mues successives. On pensait que ceux-ci étaient absolument utiles, qu'en fixant le Ver, ils permettaient à ce dernier de se dépouiller de sa peau. Par la cautérisation de la filière entraînant la rétention complète de la soie, nous montrons que les larves n'ont nullement besoin de ces points d'appui pour muer. Elles abandonnent leur dépouille sans gêne manifeste.

Nous avons opéré les cautérisations de la filière sur des larves de divers âges. Leur évolution s'est montrée normale jusqu'aux prémices de la nymphose (fig. xxxiv). C'est ainsi, par exemple, qu'une Chenille ayant eu la filière totalement cautérisée le 11 juin, a commencé à jaunir le 1^{er} juillet, à se raccourcir le 2, puis est devenue chrysalide nue. Il s'est donc écoulé près de trois semaines pendant lesquelles elle s'est nourrie et s'est accrue normalement.

Assez rarement, la mort a suivi la cautérisation. Cependant, nous avons observé un animal ayant subi le traitement le 11 juin et qui est mort le



FIG. XXXIV. *Sericaria mori*. Chrysalides : en haut, provenant de vers normaux ; en bas, de vers à filière cautérisée.

24 juin. Nous nous sommes assurée que la filière était bien cautérisée. La Chenille, quelques jours avant de mourir avait un hypoderme jaune et ridé. A la dissection, elle a montré un tube digestif vide; un réservoir de soie distendu, à parois minces, à contenu de consistance gélatineux; un tube producteur grêle, à trachées hypertrophiées au point d'en recouvrir presque toute la surface.

Parmi les nombreuses larves dont nous avons cautérisé la filière, deux d'entre elles sont arrivées à l'état d'imago. Dans la majorité des cas, la chrysalide noircit et meurt. Assurément, on ne peut nier que la soie accumulée par la Chenille ne soit, pour elle, un encombrement, une charge, sources d'une gêne mécanique dans l'accomplissement de sa métamorphose. Mais cela ne suffit pas à expliquer la forte mortalité amenée par cet état.

Nous pouvons conclure de cette expérience que la soie manifeste, à l'égard des Chenilles du Bombyx du Mûrier, une toxicité qui, bien que n'étant pas absolue, n'en est pas moins importante.

CONCLUSIONS RELATIVES A L'EXCRÉTION

Au moment de formuler nos conclusions relatives à l'excrétion chez le Ver à soie, nous ferons remarquer que notre principal but était de savoir si la glande séricigène n'exerce pas dans l'économie du Ver à soie une fonction excrétrice.

La technique des injections de substances colorantes nous a permis de montrer que les colorants basiques se fixent sur la glande séricigène à partir d'une certaine concentration. Tandis que les colorants amphotères et électro-négatifs n'y colorent jamais rien.

Les résultats les plus intéressants sont fournis, en cette matière, par les ingestions de colorants.

Nous avons établi, grâce à cette méthode, que la muqueuse intestinale n'est pas perméable à tous les colorants basiques; que la membrane péritrophique exerce, elle aussi, une fonction d'arrêt à l'égard des matières colorantes; que la perméabilité intestinale est un caractère racial dont dépend d'ailleurs, en partie, la couleur naturelle du sang; que les colorants électro-colloïdo-négatifs se fixent différemment, selon qu'ils sont administrés par la voie buccale ou par la voie hémocœlique. Les colorants basiques qui ont franchi la barrière intestinale sont pris par la glande séricigène, mais celle-ci les accumule (rouge neutre, bleu de méthylène) ou les déverse dans sa cavité (bleu brillant de crésyle).

Dans ce dernier cas, la glande séricigène se comporte à l'égard du colorant comme un organe réellement excréteur, puisqu'elle le prend et le rejette à l'extérieur, fonctionnant ainsi à la manière d'un rein ouvert¹.

Nous avons démontré que l'intestin peut, lui-même, fonctionner à l'égard de certaines substances telles que le rouge Congo (amphotère) comme un organe excréteur.

Les cellules péricardiales et les œnocytes du Ver à soie sont d'incontestables athrocytes qui, par leurs propriétés physiologiques, s'apparentent au système réticulo-endothélial des Vertébrés.

La soie, non rejetée à l'extérieur, n'intoxique pas nécessairement l'organisme. Des Vers ayant conservé, à partir du 4^e âge, toute leur soie, peuvent néanmoins effectuer leur métamorphose et donner un papillon normalement constitué.

Bien que nous n'ayons pas fourni la preuve que la soie est un produit de déchet, il est possible qu'elle représente le terme des transformations d'une partie des substances protéiques passées dans le sang de l'Insecte et supplée, dans le métabolisme des substances azotées, à une insuffisance des processus de désamination.

La soie n'a éthologiquement qu'un rôle effacé sinon nul. L'animal effectue aussi bien sa métamorphose à l'état de chrysalide nue que sous le cocon.

1. Voir p. 108, notre allusion à l'excrétion des pigments d'origine alimentaire (flavones, carotinoïdes).

TROISIÈME PARTIE

LA MUE EN TANT QUE PROCESSUS ÉPURATEUR

Le Ver à soie subit un certain nombre de mues, variant de 3 à 5, selon les races. Ce processus de la mue a été décrit bien souvent comme un phénomène épurateur, donc en rapport direct avec l'excrétion. C'est à ce titre seulement que nous l'avons étudié dans le détail et, délibérément, nous laissons de côté la modification sanguine et les changements du métabolisme au cours de la mue.

En 1669, MALPIGHI avait déjà signalé lors de la mue l'apparition d'une liqueur jaune dans l'espace libre entre la tête et la vieille peau.

Nous avons accepté les données de VERNON (1891) qui, à notre connaissance, a le premier étudié de très près la mue du Ver à soie. D'après lui, elle est un processus épurateur au cours duquel l'hypoderme ou les glandes de la mue rejettent un liquide abondant qui tient en suspension une quantité considérable de cristaux d'urates et d'oxalate de calcium. Les glandes exuviales et l'hypoderme suppléeraient pendant la mue aux tubes de Malpighi bloqués.

PLOTNIKOV (1904) note l'absence de cristaux dans les glandes de Vernon et une coïncidence entre l'apparition des cristaux et la décharge des tubes de Malpighi. TICHOMIROV (1895) avait déjà émis l'opinion que le liquide situé entre les deux cuticules pourrait bien provenir des tubes de Malpighi.

WILLERS (1916) signale chez *Pieris brassicæ* une vacuolisation considérable des cellules hypodermiques et fait l'hypothèse de la contribution du contenu des vacuoles à la formation du liquide exuvial. Il va même jusqu'à observer la coloration identique de la nouvelle chitine et de vacuoles nucléaires.

TAHIR ERTROGOUL (1929) traitant les vieilles dépouilles de Vers à soie par le carbonate de lithium et obtenant ainsi des cristaux d'urate de lithium conclut que les glandes exuviales fonctionnent comme les tubes de Malpighi. Et ainsi, tout naturellement, il leur assigne un double rôle : excrétion et participation au rejet de l'ancienne cuticule. Pour lui, aucun doute ne subsiste ; les glandes de la mue « excrètent » des urates.

WACHTER (1931), sans se préoccuper du mécanisme intime de la mue, en observe les manifestations externes avec soin. Nous lui empruntons le terme « stade du triangle » que nous trouvons utilisé, pour la première fois, dans son mémoire.

La même année, SHIMIZU, serrant de plus près le problème, apporte certains faits tendant à établir que tous les cristaux observés sous la vieille cuticule proviennent des tubes de Malpighi.

Bref, selon les auteurs, les cristaux d'urates et d'oxalates proviendraient soit de l'hypoderme, soit des glandes exuviales (= glandes de Verson, HOLMGREN 1895), soit des tubes de Malpighi.

En commençant l'étude de la mue, notre attention était donc attirée sur ces trois sortes d'organes et en particulier sur l'hypoderme qui est, chez le Ver à soie, littéralement bourré de composés uriques. MARCHAL (1890) avait déjà remarqué, chez les Chenilles, la localisation de l'acide urique dans le « tissu cellulaire sous-cutané » au détriment du tissu adipeux « sous-viscéral ».

GRASSÉ et LEPERON (1936) ont expérimentalement donné la clef du problème. Ici, nous fournirons les détails qui n'ont pas figuré dans leur texte préliminaire. Voici les faits tels qu'on les observe : les Vers qui vont subir leur quatrième mue, généralement la dernière des mues larvaires, sont les plus favorables à cette étude. On sait que le Ver, pendant la mue, reste immobile (sommeil des éducateurs). Il s'appuie sur les fausses-pattes et tient l'extrémité antérieure relevée et légèrement arquée, les pattes thoraciques repliées contre le corps. Son attitude évoque celle de la prière. Normalement, avant de s'immobiliser, le Ver jette, de-ci, de-là, des brins de soie parmi lesquels se prennent les fausses pattes. WACHTER dit même que des brins peuvent se prendre dans les pattes thoraciques. De toute façon, le Ver se trouve solidement amarré à son support. Tous les auteurs ont supposé que cette fixation facilite grandement l'animal lors de la sortie de son exuvie. Cette interprétation est erronée. Les fils de soie ne facilitent en rien la mue. Il est aisé d'en faire la preuve. Si l'on coupe les liens qui rattachent l'animal à son substrat ou si, mieux encore, on supprime l'émission de soie par cautérisation de la filière, on constate que la mue se fait dans des conditions parfaitement normales (voir p. 129). Ajoutons, et cela a son importance, que la mue peut se faire quelle que soit la position du Ver, qu'il repose sur la face ventrale ou qu'il soit couché sur le côté.

Le Ver cesse de manger 48 heures avant la mue, mais ne vide jamais

complètement son tube digestif qui est rempli d'un liquide gluant, jaune citrin ou ambré dans lequel on trouve, en quantité variable, des débris de feuilles. La membrane péritrophique est intacte. Les tubes de Malpighi ne cessent pas de fonctionner, contrairement à ce qu'affirme VERNON, mais pour une raison non encore éclaircie, ils ne déversent plus leurs excréments dans l'intestin postérieur. Progressivement, ils s'engorgent de cristaux d'urates et d'oxalates qui leur donnent une teinte laiteuse.

Les Chenilles en cours de mue ne défèquent pas. Certaines d'entre elles, cependant, rejettent des boules enveloppées d'un lambeau de péritrophique et faites entièrement de cristaux d'urates. Cette émission urique, bien que rare, est intéressante à signaler, car elle montre que les tubes de Malpighi ont, exceptionnellement, la faculté de déverser une partie de leur contenu à l'extérieur.

L'imminence de la libération du Ver est annoncée par un renflement marqué de la région thoracique. Le thorax dilaté fait paraître la tête encore plus petite. Au niveau de l'articulation céphalo-thoracique, empiétant sur le pronotum, se dessine en relief un triangle grisâtre (stade du triangle de WACHTER dont la pointe est dirigée vers l'arrière). De plus en plus, le thorax se boursoufle. Si, sous la cuticule soulevée, on pratique une ponction, on retire un liquide transparent qui ne tient en suspension que de rares et menus débris d'apparence cuticulaire. Dès ce stade, un abondant liquide exuvial s'est insinué entre l'ancienne cuticule et la nouvelle et provoque ainsi le décollement de la peau au niveau de la tête, du prothorax, du mésothorax. Un peu plus tard, la cuticule se décolle par plages irrégulières sur les segments abdominaux. Examinée au microscope stéréoscopique, la cuticule décollée donne l'impression de phlyctènes. Peu à peu, les phlyctènes confluent et toute la cuticule se trouve alors séparée du corps. C'est à peu près à ce moment que l'on voit apparaître dans le liquide exuvial les cristaux d'urates et d'oxalates. Une observation attentive à un fort grossissement permet de voir que, sous l'effet des contractions du Ver, les cristaux circulent rapidement dans l'étroit espace réservé entre l'exuvie et le corps. Bientôt, des cristaux d'urates arrivent dans la région thoracique la plus antérieure. D'ailleurs, des ponctions opérées d'arrière en avant sur le Ver montrent la progression des cristaux.

Le moment de la libération alors est tout proche.

VERNON soutient que la déchirure de la vieille cuticule peut s'opérer

grâce à l'existence d'une zone de moindre résistance située immédiatement en arrière de la tête du Ver. Voici son explication : d'après lui, la cuticule ancienne mouillée par le liquide exuvial devient élastique et, de la sorte, résiste à la poussée interne. Mais, étant donné la position presque verticale du thorax du Ver et la répartition des glandes exuviales, le liquide de mue, sollicité par la pesanteur, descend vers les parties les plus déclives de telle sorte qu'une zone reste sèche entre la tête et le thorax, zone de moindre résistance.

Cette explication n'est pas valable. La circulation du liquide exuvial se fait d'un bout à l'autre du Ver ; la face interne de toute la cuticule est mouillée. La position du Ver, la répartition de ses glandes exuviales n'ont aucun rôle dans le phénomène. L'attitude du Ver en mue n'a d'ailleurs rien de particulier, car elle est en tous points comparable à celle du repos.

Une heure environ avant la chute de la dépouille, le « triangle » est tendu et hypertrophié. Le masque est poussé très en avant et le liquide exuvial y circule. Le Ver fait des mouvements de succion. Une partie du liquide fuit à l'arrière. C'est alors que l'animal est parcouru d'ondes péristaltiques qui se propagent d'arrière en avant, et le font allonger tandis qu'il s'arc-boute sur ses fausses pattes. Une brusque contracture provoque une rupture médio-ventrale et médio-dorsale au niveau du cou. Le masque céphalique tombe souvent grâce à l'aide des pattes antérieures ou de frottements sur le support. Plusieurs « vagues » de contractions ont pour effet de ramener progressivement la vieille peau vers l'arrière du corps. Elle se plisse de plus en plus et forme un « chiffon » à l'extrémité postérieure du corps. Cette dépouille semble formée de deux couches : l'une, externe, plus épaisse, l'autre, interne et très mince et qui, quelquefois, reste accolée plus longtemps qu'elle à l'hypoderme de l'animal sortant de mue.

Il y a deux points essentiels sur lesquels il fallait apporter des preuves expérimentales : la destinée du liquide exuvial, l'origine des urates.

Dans la région antérieure, nous avons déjà signalé la grande abondance du liquide exuvial ; lorsque la tête s'est retirée de l'ancienne boîte crânienne, il y a là un grand espace plein d'un liquide qui rend turgescente la vieille enveloppe du Ver. Or, lorsque le masque est près de tomber, le thorax est, nous l'avons dit, moins turgescent ; et quand tombe la calotte crânienne, la surface de la tête qui vient au jour, beaucoup plus large que l'ancienne, est à peine humide. Qu'est devenu le liquide exuvial que nous pouvions si facilement ponctionner au début ? A-t-il été refoulé

vers l'arrière entre la dépouille et le corps de l'animal? Ou bien a-t-il été bu par le Ver un peu avant la chute du masque? WACHTER se rallie à cette dernière opinion, mais il n'apporte aucune preuve. Par la simple observation au microscope binoculaire, on ne peut s'en rendre absolument compte. Pour élucider cette question, nous avons ouvert la partie antérieure du tube digestif d'un Ver qui vient juste de muer et avons observé que son contenu renfermait des cristaux d'urate. Nous pouvons donc assurer que le Ver en mue avale une quantité appréciable de liquide exuvial. Dans le tube digestif se trouvent également quelques bulles d'air. Cet air pourrait avoir été dégluti par le Ver. On sait que ce phénomène a été observé chez quelques Insectes (cas de la mue imaginale de la Libellule J. DE BELLESME (1878), KOCH (1933); mue des Termites BATHELLIER (1927).

Le problème le plus intéressant que posait la mue était celui de l'origine des urates trouvés en si grande abondance dans le liquide exuvial. En collaboration avec P. GRASSÉ, nous l'avons complètement résolu.

Tout d'abord, l'examen du Ver nous avait montré :

1° Que le liquide exuvial ne va pas progressivement d'arrière en avant, mais apparaît par plages;

2° Qu'il ne contient pas d'urates;

3° Que les cristaux, dès qu'ils apparaissent, gagnent rapidement toute la surface du corps;

4° Que les tubes de Malpighi d'un Ver qui va muer sont d'un blanc laiteux, tandis que ceux d'un Ver qui a mué sont transparents et débarrassés d'urates.

Des expériences nous permettent maintenant d'affirmer que les urates trouvés dans le liquide exuvial sont d'origine malpighienne. A l'aide d'un microgalvanocautère, nous brûlons la peau du Ver en mue tout autour de l'anus de façon à empêcher le décollement de la vieille cuticule à ce niveau. Dans ces conditions, le liquide exuvial toujours aussi abondant et visible sous la vieille cuticule ne contient jamais ni urates, ni oxalates. Nous avons répété l'expérience en « étranglant » fortement le dernier segment du Ver au « stade du triangle ». Cette opération brutale nous a donné des résultats aussi concluants. La mue s'effectue à l'aide d'un liquide qui est dépourvu de cristaux. Lorsque l'animal ainsi traité a mué, il ne porte sur le corps aucun givre d'urates. Si l'expérience est bien réussie, l'animal traîne derrière lui son exuvie qui ne peut se détacher.

Lorsque le décollement de la cuticule s'est effectué grâce au liquide

sécrété par les glandes de la mue (le suintement s'observe sur le vivant) et peut-être par l'hypoderme, l'intima de l'intestin postérieur se décolle à son tour. C'est à ce moment précis que les tubes de Malpighi se déchargent très brusquement de tout leur contenu. Les contractions du Ver refoulent l'urine et ses cristaux dans l'espace intercuticulaire, c'est-à-dire dans le liquide exuvial. Les urates passent de la sorte à la surface du corps, d'arrière en avant, jusque sur la tête.

Nous sommes en mesure d'affirmer que ni les glandes de Verson, ni l'hypoderme ne déversent des urates ou des oxalates dans le liquide exuvial et à ce titre ne peuvent être considérés comme des organes excréteurs. D'ailleurs, l'hypoderme d'un Ver venant de muer en contient une quantité apparemment égale à celle d'un Ver entrant dans la mue du même ordre.

De ces observations, ne découle pas forcément que la mue n'est pas un processus épurateur; mais si elle l'est, ce rôle d'épurateur est dévolu à l'organe rénal, le tube de Malpighi.

PREMIÈRE REMARQUE. — Le fait que la vieille cuticule sur l'abdomen se soulève en des points quelconques a beaucoup d'intérêt; grâce à lui, on peut supposer que le liquide exuvial ne provient pas exclusivement des glandes de la mue dont la position précise et invariable nous est connue. Il est possible que de l'hypoderme suinte un liquide qui passe sous la vieille cuticule. Ce mécanisme serait celui qui existe chez les Insectes dépourvus de glandes exuviales¹. Mais y a-t-il vraiment des Insectes sans glandes exuviales?

A cette question, nous donnons la réponse de HOOP (1933), qui a étudié la mue des Insectes dans les divers groupes. Il cite des glandes de mue différenciées chez les Aptérygotes, les Lépidoptères, les Diptères. D'autres groupes, les Orthoptères, les Neuroptères, les Coléoptères, les Hyménoptères ont des cellules glandulaires disséminées dans l'hypoderme. Enfin chez *Calliphora*, chez les Archiptères et les Rhynchotes, il y aurait de toutes petites cellules interprétées comme glandes de mue.

Il n'y a donc pas, à vrai dire, d'Insectes, qui n'aient au moins, quand la glande n'est pas nettement différenciée, de cellules grandes ou petites d'ailleurs, qui jouent le rôle de glandes de mue. Mais ce qui est surtout intéressant, c'est que ces cellules glandulaires sont toujours d'origine hypodermique.

1. BUDDENBROCK (1930) prétend que le rejet du liquide exuvial se fait, non à travers les cellules glandulaires, mais à travers les cellules hypodermiques.

Ces observations de HOOP nous confirment dans cette idée que l'hypoderme participe activement à l'élaboration et au rejet du liquide exuvial.

DEUXIÈME REMARQUE. — Il faut souligner ce fait qu'au moment de la rupture de l'exuvie, le liquide est beaucoup moins abondant que lorsque la peau se décolle.

Ne pourrait-on pas conclure de ce fait que le liquide exuvial a pour fonction principale de décoller l'ancienne cuticule de la nouvelle. Si cette manière de voir est exacte, elle corroborerait avec force l'idée de WIGGLESWORTH pour qui le liquide exuvial contiendrait une diastase capable de digérer la chitine. Néanmoins, cette supposition soulève des difficultés, il faut, en effet, supposer que la diastase (chitinase ?) attaquerait exclusivement l'ancienne chitine et respecterait la nouvelle.

Lorsque le liquide exuvial est expulsé, il s'insinue entre la nouvelle cuticule et l'ancienne qu'il est convenu d'appeler dépouille et produit un décollement. D'après WIGGLESWORTH (1933) chez le *Rhodnius*, Hémiptère réduvide, ce liquide contiendrait des diastases susceptibles de dissoudre l'endocuticule et seules exo- et épicuticules formeraient la dépouille. Nous n'avons pas repris cette question, mais en examinant des préparations provenant d'animaux au « stade du triangle » nous avons, sans aucune manipulation spéciale, discerné l'endocuticule dans la vieille peau ; cette endocuticule a une épaisseur de 15 μ tout comme dans un hypoderme prélevé entre deux mues. Donc, si cette digestion de l'endocuticule a réellement lieu, elle s'opère en un temps très court dans les quelques heures qui précèdent l'exuviation.

Étude histologique de la mue chez *Sericaria mori*

Nous ne ferons ici qu'une étude histologique succincte de la mue.

VERSON (1917) donne dans son beau travail d'ensemble sur le Ver à soie la synthèse de plusieurs publications (1890-1911) qu'il a consacrées aux glandes de la mue, découvertes d'ailleurs par lui. PLOTNIKOV (1904), WILLERS (1916), TAHIR-ERTROGUL (1929), HOOP (1931), WACHTER (1931), pour ne citer que quelques auteurs, ont étudié, soit l'hypoderme, soit les glandes exuviales.

Il est fort probable qu'hypoderme et glandes de Verson participent à la production du liquide exuvial ; nous les étudierons donc successivement. Un autre élément pourrait intervenir : ce sont les œnocytes. Nous avons déjà dit au chapitre les concernant (p. 118), qu'ils étaient considérés par certains auteurs comme promoteurs de la mue grâce à leur

sécrétion interne. Nous-même, avons tenté des expériences tendant à vérifier cette assertion. Cependant, nous n'avons pas observé dans les cenocytes de modifications spéciales en rapport avec les mues et pour cette raison, nous ne les traiterons pas en particulier.

LES TÉGUMENTS. — On sait que les téguments de l'Insecte sont formés d'une assise cellulaire hypodermique au-dessus de laquelle se différencient

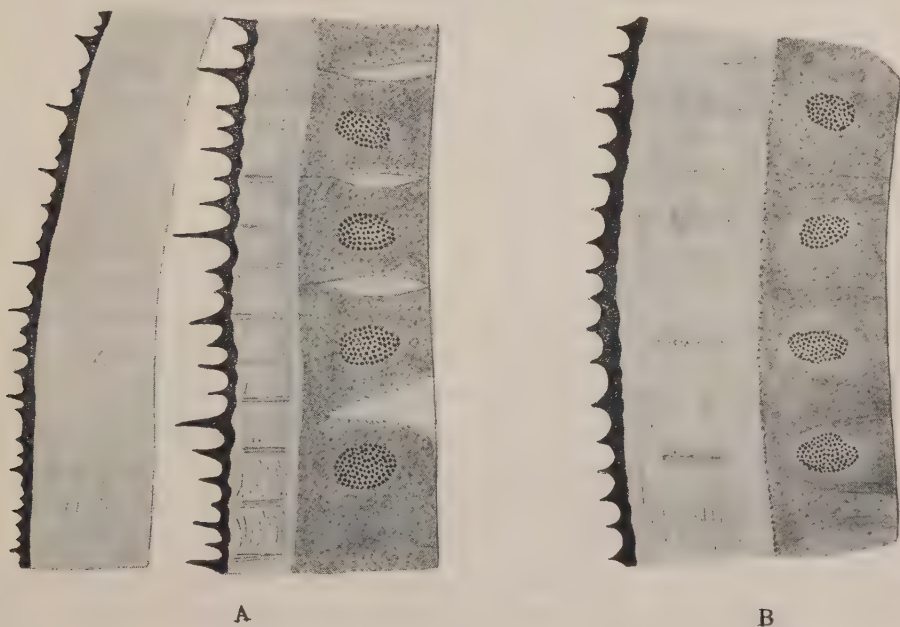


FIG. XXXV. *Sericaria mori*. Téguments. A, Juste avant la quatrième mue. L'exuvie s'est détachée de la nouvelle peau dont on voit l'exocuticule et l'endocuticule percées de pores canaliculaires et l'hypoderme B, Immédiatement après la quatrième mue (Bo. Hémattox. Prenant $\times 1500$).

une endocuticule traversée de pores canaliculaires, une exocuticule et une épicuticule (fig. xxxvB). Endocuticule, exocuticule, épicuticule, rejetées lors de chaque mue, sont sécrétées de nouveau par l'hypoderme. Si l'on conçoit, qu'outre ce rôle, l'hypoderme a celui de participer à la formation du liquide exuvial, on voit à quel point ses cellules sont actives.

Les cellules hypodermiques ont une hauteur variant de 15 à 25 μ . Il est rare d'observer des modifications de leur taille avant et après la mue; comme certains auteurs (PLOTNIKOV 1904, WILLERS 1916) l'ont décrite. Il est même important de noter que leur structure reste sensiblement la même : cytoplasme très granuleux, noyaux globuleux, nucléoles de grande taille relativement aux grains arrondis de chromatine. Quelquefois, de

rare vacuoles se distinguent au sein du cytoplasme mais jamais nous n'avons vu les vacuoles intranucléaires ayant un contenu à réaction *chitinoïde* dont parle WILLERS. La membrane nucléaire, particulièrement dans un hypoderme examiné avant la mue, est amincie et, de ce fait, les microsomes se distinguent mal des granules cytoplasmiques.

Nous ne pensons pas qu'il y ait lieu de s'étonner de cette constance de constitution car, très certainement, la cellule hypodermique ne parcourt pas un cycle mais effectue sans cesse un travail d'édification (fig. xxxv A et B).

Ajoutons encore que l'hypoderme contient en grande quantité des sphérules d'urates et d'acide urique dont la masse paraît inchangée avant et après une même mue. L'étude histologique vient à l'appui de nos observations précédentes pour prouver que l'hypoderme ne rejette pas de composés uriques au cours de la mue.

GLANDES DE LA MUE. — La répartition des glandes exuviales chez le Ver à soie est bien telle que l'a fait connaître VERNON. Au nombre de deux paires dans chaque segment thoracique, elles sont représentées par une paire seulement dans chacun des segments abdominaux sauf dans le 8^e où on en trouve deux paires, soit 30 glandes en tout¹.

Ces glandes sont faites d'une énorme cellule; elles atteignent 875 μ de longueur sur 140 μ d'épaisseur. Elles affectent la forme d'un disque, aplati contre l'hypoderme avec lequel elle communique par un canal excréteur propre entouré à son extrémité proximale de deux cellules chitinogènes. Avant l'émission du liquide exuvial, ce canal est obstrué par un bouchon de chitine, creux et spiralé. Tout est spécial dans ces glandes, aussi bien la forme que la structure. Le noyau, en effet, est en quelque sorte laminé et envoie entre les vacuoles du cytoplasme de petites expansions ramifiées. On se trouve là en présence d'un élément à structure spumeuse : la sécrétion se localise dans des vacuoles qui repoussent le cytoplasme, lui donnent l'aspect d'une écume.

Nous ne traiterons pas séparément des glandes thoraciques et des glandes abdominales. Elles ne diffèrent en rien dans leur structure.

Nous avons surtout observé les glandes dans des larves des 4^e âge et 5^e âge, c'est-à-dire aux alentours de la 4^e mue. Ce qui frappe dans l'observation comparative de ces glandes avant et après la mue, c'est leur différence d'épaisseur. Avant la 4^e mue (pl. IV, fig. 23), les glandes sont relativement faciles à extirper; elles se distinguent du tissu gras par leur

1. Pour VERNON (1912) les glandes exuviales sont au nombre de 16 paires chez le Ver à soie. C'est qu'il interprète les glandes de Lyonet comme glandes exuviales. Nous ne partageons pas cette manière de voir.

opacité et leur turgescence. Au contraire, après cette même mue (pl. IV, fig. 22), elles se confondent avec les cellules environnantes et ressemblent à un sac vide et plissé.

Tandis qu'une glande de larve en instance de mue, gorgée de sécrétion, atteint comme nous le disons plus haut une épaisseur de $140\ \mu$, une glande déchargée n'en accuse que 80 environ. Il est donc indéniable que la glande sécrète pendant la mue. Or, la formation d'un liquide, dit

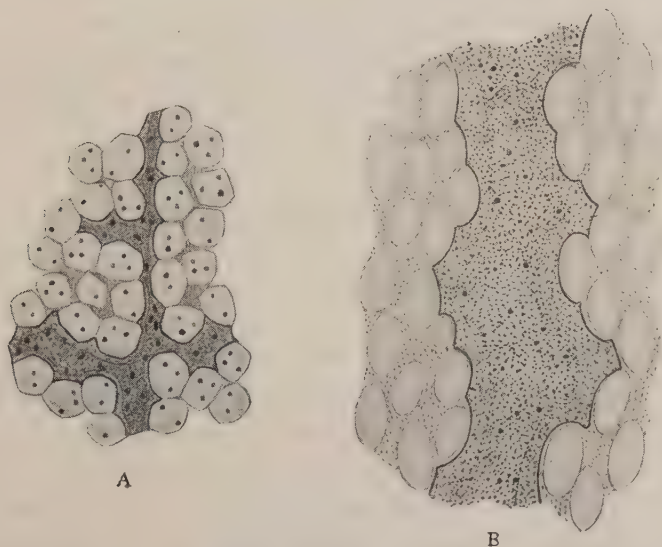


FIG. XXXVI. *Sericaria mori*. Détail du cytoplasme et du noyau d'une glande exuviale. A, avant la quatrième mue; nombreuses vacuoles contenant des granulations colorables, soit par l'éosine, soit par le vert-lumière, le noyau est « laminé ». B, noyau gonflé, plus de granulations intravacuolaires (Bo. Hémat. Prenant $\times 2000$).

liquide exuvial, par ces glandes, n'est pas une simple hypothèse. Nous observons avant la mue une sécrétion sous forme de gouttelettes précipitées par les fixateurs à l'intérieur des vacuoles et ayant des affinités, les unes pour l'éosine, les autres pour le vert-lumière (fig. xxxvi A). En revanche, après la mue (fig. xxxvi B), aucune substance ne précipite plus dans le cytoplasme qui est parsemé de granulations chromatiques colorées par l'hématoxyline. La glande s'est déchargée.

Le noyau reste-t-il étranger à ce processus? Sa structure ne change pas; toujours des nucléoles et de la chromatine pulvérisée sous une membrane que l'on distingue nettement avec un peu d'attention. Mais son

volume varie en sens inverse de celui de la glande elle-même. Tandis que dans la glande renfermant encore le liquide exuvial, la lame nucléaire est resserrée, envoyant de-ci, de-là, quelques arborisations entre les travées cytoplasmiques, dans une glande ayant rejeté son contenu, il occupe un territoire trois à quatre fois plus important. Tout se passe comme si le cytoplasme gorgé de sécrétion pressait de toutes parts contre le noyau et la membrane cellulaire. La glande, vidée, n'est plus turgescente et n'exerce plus de pression sur le noyau qui reprend son volume normal.

En résumé, si la sécrétion du liquide exuvial par les cellules hypodermiques n'est pas histologiquement établie, il en est tout autrement pour les cellules de Verson qui subissent, durant la mue, de très nettes transformations.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nous avons établi, entre autres faits nouveaux :

DANS LA PREMIÈRE PARTIE DE CE TRAVAIL :

1^o La structure exacte des noyaux de la cellule séricigène et montré également que cette structure est celle qui se rencontre dans tous les éléments d'origine ectodermique tendant vers le gigantisme.

Nous avons montré, fait important, qu'il y a augmentation de la masse totale de la chromatine par multiplication des microsomes.

La cellule séricigène est un élément perpétuel au sens de BIZZOZZERO. Elle devient géante, mais elle paraît avoir perdu définitivement ses potentialités mitotiques.

2^o Les constituants cytoplasmiques de la cellule séricigène appartenant aux glandes labiales sont complexes et plusieurs d'entre eux étaient mal connus avant notre travail : mitochondries filamenteuses et surtout granuleuses, appareil de Golgi en petits dictyosomes dispersés, vacuoles colorables par le rouge neutre, peu nombreuses (ou même absentes dans les éléments « producteurs »). Un organite important avait été méconnu : les épithéliofibrilles qui donnent à la cellule son « architecture caractéristique ».

3^o La sécrétion, surtout abondante dans la région moyenne de la cellule sous forme de traînées, devient plus fluide vers le pôle apical. Cette sécrétion ne sort pas du noyau, ne dépend jamais directement du chondriome, ne provient pas directement de l'appareil de Golgi ; elle est

l'œuvre de la cellule tout entière et se forme au sein du cytoplasme sans avoir pour point de départ un organite déterminé.

4° Le noyau, au cours de toutes les phases sécrétoires, conserve sa membrane intacte. L'examen critique de nos préparations permet d'affirmer qu'il n'y a pas d'extrusion nucléolaire dans le cytoplasme. Nous n'excluons pas une participation indirecte du noyau dans la sécrétion.

5° La production de la soie chez l'Hydrophile est assurée par des cellules de petite taille, à noyaux de forme immuable dont le contenu ne change sensiblement pas. Ni le chondriome, ni les vacuoles ne participent directement à la sécrétion. Les dictyosomes, nombreux et très nets, ne nous ont pas paru jouer un rôle direct dans la séricigénèse.

Dans aucun autre cas, le rôle de « filtre » de la cellule séricigène ne paraît plus net que chez l'Hydrophile.

6° Nous assignons comme origine à chaque syncytium glandulaire du tarse de l'*Embia* une cellule hypodermique à canal et réservoir intracytoplasmiques. Le noyau se multiplie sans qu'il y ait cytodierèse concomitante. L'ampoule de chaque syncytium correspond à l'armature hypertrophiée de la cellule glandulaire initiale.

DANS LA DEUXIÈME PARTIE :

7° Nous nous sommes efforcée de déterminer le rôle supposé d'organe excréteur attribué parfois à la glande séricigène considérée comme l'homologue d'une glande segmentaire de valeur néphridienne.

Nous avons établi que la glande séricigène est capable d'absorber dans le sang les colorants basiques, mais qu'elle se contente d'accumuler la plupart d'entre eux, n'en rejetant à l'extérieur qu'un petit nombre. Ainsi, elle « n'excrète » que des colorants d'une nature déterminée.

Dans le métabolisme des substances protéiques, il est possible que la glande séricigène supplée à une déficience des phénomènes de désamination. Toutefois, nous n'avons pas la certitude que la soie puisse être assimilée à une substance de déchet provenant d'une désintégration incomplète des protides. La rétention de la soie d'ailleurs, ainsi que nous l'avons démontré expérimentalement, intoxique légèrement l'Insecte (ou même pas du tout) n'apportant à celui-ci qu'une gêne, peut-être simplement d'ordre mécanique.

8° Chez le Ver à soie, cellules péricardiales et œnocytes jouissent des mêmes propriétés à l'égard des colorants injectés dans l'hémocoèle

ou absorbés *per os*. Nous avons observé un fait d'un grand intérêt, à savoir que la prise d'un colorant par telle ou telle catégorie cellulaire dépend de la voie d'administration du colorant.

9° Par l'ensemble de leurs propriétés, œnocytes et cellules péricardiales s'apparentent physiologiquement, dans une certaine mesure, au système réticulo-endothélial des Vertébrés.

10° Des organes tels que l'intestin sont susceptibles de procéder au rejet de certaines substances et doivent alors être considérés comme des organes excréteurs.

11° A différents passages de ce mémoire, nous avons eu l'occasion de montrer que des organes morphologiquement homologues accomplissent des fonctions différentes et qu'inversement des organes non homologues sont parfaitement capables d'assumer des rôles voisins sinon identiques.

Les glandes séricigènes confirment particulièrement bien cette dernière proposition.

DANS LA TROISIÈME PARTIE :

12° La mue du Ver à soie, contrairement à l'opinion courante, n'est pas un processus d'épuration. Les urates trouvés en abondance dans le liquide exuvial sont d'origine malpighienne. Nous l'avons établi expérimentalement. L'hypoderme conserve intégralement ses inclusions uriques pendant la mue. Il ne les rejettera qu'au cours de la nymphose.

Les glandes exuviales rejettent en abondance du liquide au moment de la mue. Il n'est pas sûr, toutefois, que l'hypoderme n'intervienne pas aussi dans la production du liquide exuvial.

BIBLIOGRAPHIE

1909. ABDERHALDEN (E.) et DEAN (H.-R.). Studien über die Bildung der Seide. (*Zeitschr. phys. Chemie*. T. LIX, pp. 170-173.)
1909. ABDERHALDEN (E.) et WEICHARDT (W.). Die Monoaminsäuren des Körpers des Seidenspinners. (*Zeitschr. phys. Chemie*. T. LIX, pp. 174-176.)
1919. ABDERHALDEN (E.). Weitere Studien über die von einzelnen Organen hervorbrachten Substanzen mit spezifischer Wirkung. (*Arch. gesamt. physio.* T. CLXVI, pp. 236-262.)
1922. — Beitrag zur Kenntnis der Zusammensetzung des Seidenfibroïns und seiner Struktur. (*Zeitschr. phys. Chemie*. T. CXX, pp. 207-213.)

1923. — Studien über das Wachstum der Raupen. (*Zeitschr. phys. Chemie*. T. CXXVII, pp. 93-98.)
1916. ACQUA (C.). Ricerche sperimentali sui processi digestivi della larva del Filugello. (*Boll. Labor. Zool. gen. agr. Portici*. T. II, pp. 3-44.)
1930. ALBRO (H.-T.). A cytological study of the changes occuring in the œnocytes of *Galerucella nymphaeae* Linn. during the larval and pupal periods of development. (*Journ. of Morphol.* T. L, pp. 527-552.)
1927. ALDERS (N.). Beitrag zur Kenntniss der Seidenleims. (*Biochem. Zeitschr.* T. CLXXXIII, pp. 446-450.)
1901. ANGLAS. Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. (*Bull. scient. France-Belgique*. T. XXXIV, pp. 363-473.)
1923. ARON (M.). Etude cytologique de l'évolution du canal de Wolff pendant l'activité sexuelle chez les Urodèles. (*C. R. Assoc. Anat.* 18^e réunion, Lyon.)
1913. ASVADOUROVAA. La genèse des pigments par le nucléole. (*Arch. anat. micros.* T. XV.)
1934. AUBERTOT. Recherches sur les péritrophiques des Insectes, en particulier des Diptères. (*Thèse Sc.* Strasbourg.)
1927. BATHELLIER (J.). Contribution à l'étude systématique et biologique des Termites de l'Indochine. (*Faune colonie fr.* T. I.)
1929. BEAMS (H.-W.) et Wu. Cytological studies on the spinning glands of *Platyphylax designatus* Walker (Trichoptere) : respective roles played by the nucleus and the Golgi apparatus during secretion. (*Journ. of Morphol.* T. XLVII, n° 1, pp. 261-281.)
1930. BEAMS (H.-W.) et GOLDSMITH (J.-B.). Golgi bodies, vacuome and mitochondria in salivary glands of the Chironomus larva. (*Ibid.* Vol. L.)
1887. BELLESME (J. de). Des phénomènes physiologiques de la métamorphose chez la Libellule déprimée. (*Paris, Guernier-Baillères*, édit.)
1920. BENOIT (J.). Sur l'existence de phénomènes sécrétoires dans le canal déférent. (*C. R. Soc. Biol.*, Vol. LXXXIII, p. 164.)
- 1909-1925. BERLESE (A.). Gli Insetti. (*Milan Soc. Ed. Lib.*)
1884. BERTKAU (Ph.). Ueber den Verdaungsapparat der Spinnen. (*Arch. mikr. Anat.* Bd. XXIV, p. 398.)
1886. BLANC (L.). Note sur la matière colorante de la soie du *Bombyx mori*. (*Ann. du labor. d'études de la soie*. Vol. III, p. 66.)
- 1887-88. — Étude sur la sécrétion de la soie et la structure du brin et de la bave dans le *Bombyx mori*. (*Rapport Labor. d'études de la soie*. Lyon.)
- 1889-90. — La tête du *Bombyx mori* à l'état larvaire. (*Labor. d'études de la soie*, Lyon.)
1890. — Sur la coloration de la soie par les aliments. (*C. R. Ac. sc. Paris*, T. CXI, p. 280.)
1890. BLANCHARD (E.). Sur la production artificielle de la soie. (*C. R. Ac. sc.* T. CX.)
1896. BLATTER (P.). Étude sur la structure histologique des glandes annexes de l'appareil mâle de l'Hydrophile. (*Arch. Anat. Micr.* Vol. I.)

- 1908-1909. BOGROWA (V.). Quelques observations relatives à l'émigration du nucléole dans les cellules nerveuses des ganglions rachidiens. (*Bibliographie anatomique*. T. XVIII, Lyon, pp. 137-640.)
1840. BONAFOUX. Note sur la coloration artificielle de cocons. (*C. R. Ac. sc.* T. XI, p. 123.)
1894. BORDAS (L.). Appareil glandulaire des Hyménoptères. (*Ann. sc. nat. Zool.* T. CXIX, Paris.)
1903. — Les glandes mandibulaires des larves des Lépidoptères. (*C. R. Ac. sc.*, T. CXXXVI, p. 1273.)
- 1913 a. BOUIN (P.) et ANCEL (P.). Sur les cellules du myomètre qui prennent le carmin des injections physiologiques. (*C. R. Soc. Biol.* Vol. LXXIV, p. 728.)
- 1913 b. — Détermination des cellules excrétrices par le procédé des injections physiologiques de matières colorantes. (*Ibid.*, p. 890.)
1929. BOWEN. The cytology of glandular secretion. (*Quarterly Review of biology*. Vol. IV, pp. 484-519.)
1925. BRECHER (L.). Physiko-chemische u. chemische Untersuchung am Raupen und Puppenblute (*Pieris brassicae*, *Vanessa urticae*). (*Zeitschr. f. vergleich. Physiol.* Bd. II.)
1904. BRUNTZ (L.). Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. (Thèse Nancy, *Arch. biol.* T. XX, pp. 217-422.)
1909. — Sur les néphrocytes des Orthoptères et la dénomination des cellules péricardiales. (*Arch. Zool. exp. et. gén.* [5]. T. II, N. et R., n° 1, pp. 17-19.)
1930. BUDDENBROCK (W.). Beitrag zur histologie und physiologie der Raupenhäutung mit besonderer Berücksichtigung der versonschen Drüsen. (*Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. Tiere*. T. XVIII.)
1931. — Untersuchungen über die Häutungshormone der Schmetterlingsraupen. (*Zeitschr. f. vergleich. Physiol.* T. XIV, pp. 425-428.)
1930. CALUGAREANU (D.). Eine funktionelle Eigentümlichkeit der Spinnndrüse des Seidenspinners (*Bombyx mori*). (*Ibid.* Bd. XIII, pp. 223-230.)
1922. CARLES (J.), BLANC (H.) et LEURET (Fr.). Élimination des médicaments par la muqueuse intestinale. (*C. R. Soc. Biol.*, T. LXXXVII, p. 181.)
1922. — Note complémentaire sur l'élimination des médicaments par la muqueuse intestinale. (*Ibid.* T. LXXXVII, p. 521.)
1887. CHOŁODKOWSKY. Sur la morphologie de l'appareil urinaire des Lépidoptères. (*Arch. Biol.* Vol. VI.)
1895. — Entomotoischen miscellen. I. Ueber die Spinnndrüsen der Tenthredinenlarven. — II. Ueber die Schlundsäcke (sacci oesophagi) der Blattwespenlarven und anderer Insekten. (*Horae Soc. entom. Ross.* XXIX, pp. 145-153, 1 pl.)
1932. CONET (A.). Les pièces buccales et l'appareil salivaire de la larve de *Ptychop-tera albimana*. (*La Cellule*. T. XLI.)
- 1901-1902. CONTE (A.) et LEVRAT (D.). Coloration artificielle de la soie dans l'organisme du Ver. (*Rapport Labor. d'étude de la soie*. Lyon, Vol. XI, p. 48.)
1904. CONTE (A.). La coloration naturelle des soies. (*C. R. Soc. Biol.* T. LVII, p. 201.)

1856. CORNALIA (E.). Monografia del Bombice del Gelso. (Milano.)
- 1919-23. COUVREUR (E.) et CLÉMENT (H.). Sur les troubles produits dans l'évolution des Vers à soie, quand on les empêche de filer. (*Labor. d'études de la soie*. Vol. XVI.)
1922. — Sur les effets de la rétention de la soie chez les larves de *Sericaria mori*. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXXVII, p. 1127.)
1896. CUÉNOT (L.). Études physiologiques sur les Orthoptères. (*Arch. de Biol.* T. XIV, p. 293.)
1897. — Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. (*Arch. Anat. microsc.* T. I.)
1927. — L'excrétion. Le « foie » des Invertébrés. (*Traité de physiologie de Roger*. T. III, pp. 311-339, éd. Masson, Paris.)
- 1913a. CUÉNOT, BRUNTZ et MERCIER. Examen des critiques faites à la méthode des injections physiologiques. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXIV, p. 1124.)
- 1913b. — Les cœurs branchiaux des Céphalopodes ont-ils une fonction excrétrice? (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXIV, p. 1126.)
- 1913c. — Quelques remarques physiologiques sur les néphrocytes. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXIV, p. 1128.)
1928. DEHORNE et HOSSELET (C.). Passage de masses nucléolaires dans le cytoplasme des glandes séricigènes des Phryganides. Le nucléo-rouge. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX, p. 573.)
1902. DELAGE (Y.). Observations à propos des injections physiologiques. (*C. R. Ac. Sc.* T. CXXXV, p. 936.)
1931. DELAUNAY (H.). L'excrétion azotée des Invertébrés. (*Biological Reviews*. Vol. VI, n° 3.)
1930. DEMIANOVSKY (S.-J.). Fütterungsversuch von Seidenraupen mit Drüsen von inneren Sekretion. (Résumé en allemand et en russe.) (*Bull. Centr. Silk Worm Culture Stat.*, Moscou, 4, pp. 143-162.)
1932. DEBOT (L.). L'appareil séricigène et les glandes salivaires de la larve de *Simulium*. (*La Cellule*, Louvain, T. XLI, pp. 205-216.)
1917. DEL RIO HORTEGA (P.). Contribución al conocimiento de las epiteliofibrillas. (*Trabajos del Lab. de investig. biológicas*. T. XV.)
1910. DOGIEL (V.). Contribution à la connaissance des Grégarines (*Callynthrochlamys phronimæ*). (*Arch. f. Protistenk.* T. XX.)
1934. DORNESCO (G.-Th.). Contribution à l'étude de la cellule nerveuse des Insectes. I. Cytologie des neurones des larves d'*Aeschna grandis*. (*Bull. d'Histol. appliquée*. T. XI pp. 5-19.)
1934. — Recherches sur les constituants cytoplasmiques des cellules nerveuses de *Potamobius astacus* L. (*Ibid.*, pp. 190-211, T. XI, n° 5.)
1934. DU BOIS (A.-H.). Physiologie et physiopathologie du système réticulo-endothélial. (Masson, Paris, Éditeur.)
- 1889-90. DUBOIS (R.). Recherches préliminaires sur les principes colorants immédiats de la soie verte du Yama Maï. (*Ann. du Lab. d'étude de la soie*. Vol. V, p. 359.)

1890. — Sur les propriétés des principes colorants naturels de la soie et sur leur analogie avec celles de la carotine végétale. (*C. R. Acad. Sc.* Vol. CXI.)
1901. DUBOIS et COUVREUR. Etudes sur le Ver à soie pendant la période nymphale. (*Ann. Soc. Linn. de Lyon.*)
1901. DUBOSCQ (O.). Sur l'évolution du testicule de la Sacculine. (*Arch. Zool. exp. et gén.* 3^e série. T. IX.)
1918. — *Selysina perforans* Dub. Description des stades connus du Sporozoaire de *Stolonica* avec quelques remarques sur le pseudovitellus des statoblastes et sur les cellules géantes. (*Arch. Zool. exp. et gén.* T. LVIII, fasc. 1.)
1933. DUBOSCQ (O.) et GRASSÉ (P.-P.). L'appareil parabasal des Flagellés. (*Arch. Zool. exp. et gén.* T. LXXIII.)
- 1824-26. DUFOUR (L.) Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Coléoptères. Organes de sécrétion excrémentielle. (*Ann. Sc. nat. Zool.* T. VIII.)
1935. FAGE (L.). Remarques sur la mue des Crustacés. (*Arch. Mus. Hist. nat.* 6^e série. T. XII, pp. 363-375.)
1850. FILIPPI (F. de). Alcune osservazioni anatomicofisiologiche sugli Insetti in generale et in particolare sul Bombice del Gelso. (*Ann. della R. Acad. agric. Torino.* T. V, 52, 53.)
1933. FLORENTIN (P.). Le système réticulo-endothélial chez les Mammifères. (*Revue Médicale de l'Est.*)
1927. FÓA (A.). Osservazioni ed esperienze sul bivoltinismo del baco da seta. (Modena 1927.)
1935. GARDINER (M.-S.). The origin and nature of the nucleolus. (*Quart. Journ. of Microsc. sc.*, T. LXXVII, pp. 523-547.)
1893. GARMAN (H.). Silk spinning Dipterous larvæ. (*Science.* T. XX.)
1936. GÉRARD (P.). Contributions apportées par l'histophysiologie comparée à la connaissance de la fonction rénale chez les Vertébrés. (*Ann. Physiol. et Physicochimie biol.* T. XII, n° 4, pp. 587-618.)
1933. GÉRARD (P.) et CORDIER. Esquisse d'une histophysiologie comparée du rein des Vertébrés. (*Biol. Rev. and biol. proceed. of Cambridge phil. soc.* Vol. IX, n° 1.)
1921. GEROULD. (*Journ. exp. Zool.* Vol. XXXIV, p. 385.)
1890. GILSON. Recherches sur les cellules sécrétantes. La soie et les appareils séricigènes. Lépidoptères. (*La Cellule.* T. VI, p. 120.)
1891. — Lépidoptères (suite). II. Trichoptères. (*Ibid.* T. X, p. 300.)
1936. GLASGOW (J.-P.). Internal Anatomy of a Caddis (*Hydropsyche colonica*). (*The Quarterly Journal of microscopical Science.* T. LXXIX, Part. 1, pp. 151-179.)
1934. GRASSÉ (P.-P.) et LESPERON (L.). Quelques données nouvelles sur la sécrétion de la soie chez le Bombyx du Mûrier (*Serica mori* L.). (*Arch. Zool. exp. et gén.* T. LXXVI, n° 3, pp. 90-101.)
1935. — Accumulation des colorants acides chez le Ver à soie par des tissus différents selon la voie d'accès. (*C. R. Ac. sc.* T. CCI, p. 618.)
1936. — Mue et excrétion chez le Ver à soie. (*C. R. Soc. Biol.* T. CXXII, p. 1013.)

1876. HELM. Ueber die Spinndrüsen der Lepidopteren. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XXVI.)
1895. HENSEVAL (M.). Etude comparée des glandes de Gilson. Organes métamériques des larves d'Insectes. (*La Cellule*, T. XI.)
1897. — Les glandes buccales des larves de Trichoptères. (*La Cellule*, T. XII.)
1928. HIRSCHLER (J.) et HIRSCHLEROWA (Z.). L'appareil de Golgi et le vacuome dans une certaine catégorie de cellules somatiques chez la larve de *Phryganea grandis* L. (Trichoptera). (*C. R. Soc. biol.* Vol. XCVIII, p. 1099.)
1909. HOLLANDE (A.-Ch.). Sur les fonctions d'excrétion chez les Insectes salicicoles. (*Thèse Faculté médecine et pharmacie*, Lyon.)
1913. — Coloration vitale du corps adipeux d'un Insecte phytophage par une anthocyane absorbée avec la nourriture. (*Arch. Zool. et gén.* T. XLI, N. et R., pp. 53-58.)
1914. — Les « cérodécytes » ou « œnocytes » des Insectes considérés au point de vue biochimique. (*Arch. Anat. microsc.* T. XVI, pp. 1-66.)
1920. — La formation du pigment brun noir (mélanine) au cours de la phagocytose chez les Insectes. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXXIII, p. 726.)
1921. — La cellule péricardiale des Insectes (cytologie, histochimie, rôle physiologique). (*Arch. Anat. microsc.* T. XVIII, p. 85.)
1935. — Le réseau de linine du noyau et ses constituants; leur homologation avec les nucléosomes des Schizophytes (Bactériacées et Cyanophycées). (*C. R. Ac. sc.* T. CCI, p. 405.)
1895. HOLMGREN (E.). Die trachealen Endverzweigungen bei den Spinndrüsen der Lepidopterlarven. Vorläufige Mitteilung. (*Anat. Anz.* Bd. XI, 28 septembre 1895.)
1933. HOOP (M.). Häutungshistologie einiger Insekten. (*Zool. Jahrb. Abt. anat.* T. LVII, pp. 433-64.)
1929. HOSSELET (C.). Le chondriome et l'appareil de Golgi dans les glandes séricigènes des Phryganides. (*C. R. Soc. Biol.* T. CI, p. 87.)
1931. — Contribution à l'étude du chondriome chez les Insectes (Culicides et Phryganides). (*Arch. Zool. exp. et gén.* T. LXXII.)
1918. HUFNAGEL (Mme A.). Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère (*Hyponomeuta padella*). (Thèse Paris. *Arch. Zool. exp. et gén.*, pp. 47-202.)
1912. INOUE (R.). A contribution to the study of the chemical composition of the silkworm at different stages of its metamorphosis. (*Journ. Coll. Agric., Imp. Univ. Tokyo.* T. V, pp. 67-79.)
1928. JACOBS (W.). Untersuchungen über die Cytologie der sekretbildung in den Mitteldarmdrüse von *Astacus leptodactylus*. (*Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikros. Anat.* Bd. VIII.)
1930. JODLowski (J.). Ueber den histologischen Bau der Spinndrüsen bei Ameisenlarven. (*Bull. int. Acad. pol. sc. Cracovie.* Ser. B, Sc. nat. II, pp. 745-761.)
1933. JUCCI (C.). Ricerche sulla natura dei fattori che governano il colore del bozzolo nei bachi da seta (lo studio del metabolismo dei pigmenti nell'organismo del *Bombyx mori*). (*Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererb.* T. LXV, pp. 382-386.)

1934. JUCCI (C.). Studi di genetica sui bachi da seta. 1° Il colore del bozzolo. Ricerche sul comportamento ereditario e sulla natura fisiologica dei fattori che governano il colore dei bozzoli nei bachi da seta, *Bombyx mori*. (*Mém. R. Accad. Ital.*, V, pp. 347-477.)
1935. — Dissociazione tra permeabilità intestinale e permeabilità ghiandolare ai carotinoïdi nella discendenza di alcuni ibridi tra varie razze di bachi da seta. (*Boll. Soc. It. Biol. Sper.*, X, 3, pp. 218-19.)
1933. JUCCI (C.) et PONSEVERONI. Passaggio nel bozzolo e nelle Nova di sostanze coloranti somministrate a bachi da seda.
1929. KARAWAJEW. Die Spinndrüsen der Weberameisen (Hym. Formic.). (*Zool. Anz.* CXXXII, pp. 247-256.)
1926. KINNEY (E.). A cytological study of secretory phenomena in the silk gland of *Hyphantria cunea*. (*Biol. Bull.* Vol. LI, pp. 405-428.)
1933. KOCH (H.). La prétendue sécrétion de gaz pendant l'éclosion imaginale des Libellulides. (*Ann. Soc. sc. Bruxelles*, T. LIII.)
1929. KOLLER (G.). Die innere Sekretion bei wirbellosen Tieren. (*Biol. Rev.*, pp. 269-306.)
1857. KÖLLIKER. Zur feineren Anatomie der Insekten. (*Verh. d. phys. med. Ges. in Würzburg*. Bd. VIII. Heft. 2.)
1934. KOPACZEWSKI. Traité de Biocolloïdologie. (T. IV, Gauthier-Villars, édit., Paris.)
1896. KORSCHULT (E.). Ueber structur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. (*Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. XLIX.)
1896. — Ueber Zellmembranen in den Spinndrüsen der Raupen. (*Ibid.* Bd. XLIX.)
1897. — Ueber den Bau der Kerne in den Spinndrüsen. (*Ibid.* Bd. XLIX.)
1900. KOSCHEVNIKOFF. Ueber den Fettkörper und die Cœnocyten der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). (*Zool. Anz.* Bd. XXIII, pp. 337-353.)
- 1886-87. KOWALEWSKY (A.). Zum Verhalten des Rückengefäßes u. d. guirlanden-förmigen Zellenstranges der Musciden während d. Metamorphose. (*Biol. Centralblatt.* T. VI.)
- 1889-90. — Ein Beitrag zur kenntnis der Exkretionsorgane. (*Biol. Centralblatt.* Bd. IX, p. 33.)
1892. — Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. (*Congrès intern. de Zool.* 2^e session, 1^{re} partie, Moscou, p. 187.)
1894. — Etudes expérimentales sur les glandes lymphatiques des Invertébrés (communication préliminaire). (*Bull. Acad. imp. sc. de Saint-Pétersbourg.* T. XIII, livr. 3, p. 437.)
1931. KRATKY. Morphologie und Physiologie der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Leipzig. T. CXXXIX, p. 139.)
1918. KREMER (J.). Beiträge zur Histologie der Coleopteren. (*Zool. Jahrb. Anat.* T. XL, pp. 105-154.)
1925. — Die cœnocyten der Coleopteren. (*Zeitschr. f. mikrosk. anat. Forschung*, T. II, p. 536.)

1922. KREUSCHER (A.). Die Fettkörper und die (Enocyten von *Dysticus marginalis* L. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. CXIX, pp. 247-284.)
1929. KRJUKOWA (Z.). Observations cytologiques sur les glandes salivaires de la larve du Chironome. (*Arch. Russes. Anat. Hist. Embryol.* T. VIII.)
1929. LÉCAILLON. Les variétés et les races artificielles chez le Bombyx du Mûrier. (*Arch. Anat. microsc.*, Vol. XXV, pp. 519-529.)
1908. LÉGER (L.) et DUBOSCQ (O.). L'évolution schizogonique de l'*Aggregata eberthi* (Labbé). (*Arch. f. Protistenk.* Bd. XII.)
- 1901-02. LEVRAT (D.) et CONTE (A.). Recherches sur les matières colorantes naturelles des soies des Lépidoptères. (*Rapport Labor. d'études de la soie.* Lyon. Vol. XI, p. 53.)
1922. LOZINSKI (P.). Untersuchungen über die Histologie und Cytologie der malpighischen Gefässe der Myrmeleonidenlarven. (*Bull. Int. Acad. pol. sc. Cracovie.* B. pp. 5-29.)
1924. — Ueber die Spinndrüsen der Wespenlarven. I. Entwicklung und Anatomie. (*Bull. Int. Acad. pol. sc. Cracovie. B.*, pp. 715-734.)
1927. — Ueber die Spinndrüsen der Wespenlarven. II. Histology und Cytology. (*Bull. Int. Acad. Cracovie B.*, pp. 161-209.)
1760. LYONET (P.). Traité anatomique de la Chenille qui ronge le bois du Saule. (La Haye.)
1935. MANUNTA (C.). Sul comportamento della permeabilità ghiandolare ai pigmenti (flavoni e carotinoidi) negli incroci Fs tra varie razze di bachi da seta. (*Boll. Zool.*, VI, 4, pp. 277-84.)
1890. MARCHAL (P.). Contribution à l'étude de la désassimilation de l'azote. L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. (*Mém. Soc. Zool. France.* T. III, pp. 31-87.)
1890. — Désassimilation et excrétion. (*Dictionnaire de physiologie de Richet* Paris.)
1906. MARSHALL (W.-S.) and VORHIES (C.-T.). Cytological studies on the spinning glands of the *Platyphylax designatus* Walker. (*Intern. Monatschr. f. Anatomie u. Physiol.* T. XXIII.)
1911. MAZIARSKI (S.). Recherches cytologiques sur les phénomènes sécrétoires dans les glandes filières des larves des Lépidoptères. (*Arch. f. Zellforsch.* T. VI.)
1906. MERCIER (M.-L.). Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des Batraciens Anoures et des Insectes. (*Thèse Nancy et Arch. Zool. exp. et gén.* [4]. Vol. V.)
1908. METALNIKOFF. Recherches expérimentales sur les Chenilles de *Galleria mellonella*. (*Arch. Zool. exp. et gén.* 4^e série. T. VIII.)
1897. MEVES (F.). Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. (*Arch. f. Mikrosk. Anat.* Bd. XLVIII.)
1809. MIGER (F.). Mémoires sur les larves des Insectes coléoptères aquatiques. I. Mémoire sur le grand Hydrophile (*Hydrophilus piceus* Fab.) (*Ann. du Muséum d'Hist. nat.* T. XIV.)

1926. MILLOT (J.). Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. (*Thèse Paris. Bull. sc. France et Belgique. Suppl. VIII.*)
- 1898-1899. MONTGOMERY (T.-H.). Comparative cytological studies, with special regard to the morphology of the nucleolus. (*Journ. of Morphol. T. XV.*)
1927. MUKERJI (S.). On the morphology and bionomics of *Embia minor* sp. n. with reference to its spinning organ. (*Record. indian Mus. Calcutta. Vol. XXIX, pp. 253-282.*)
1917. NAKAHARA (W.). On the physiology of the nucleoli as seen in the silk gland cells of certain insects. (*Journ. of Morphol. T. XXIX, p. 55.*)
1926. NASSONOV (D.). Die physiologische Bedeutung des Golgi-Apparats im Lichte der Vitalfärbungsmethode. (*Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. Bd. III, pp. 472-502.*)
1930. OERTEL (E.). Metamorphosis in the honey bee. (*Journ. of Morphol. T. L.*)
1930. OKA (H.). Untersuchungen über die Speicheldrüse der Libellen. (*Zeitschr. Morphol. Okol. Tiere, Berlin. T. XVII, pp. 275-301.*)
- 1928 a. PAILLOT (A.) et NOËL (R.). Recherches histo-physiologiques sur le tissu adipeux des larves d'Insectes (*B. mori* et *P. brassicæ*). (*Bull. Histol. appl. Physiol. Path. Tech. microsc. Lyon. T. V, pp. 1-20.*)
- 1928 b. — Recherches histophysiologiques sur les glandes séricigènes et les pigments des larves d'insectes (*Bombyx mori* et *Pieris brassicæ*). (*Ibid. T. V, pp. 56-78.*)
- 1928 c. — Recherches histophysiologiques sur les cellules péricardiales et les éléments du sang des larves d'Insectes (*Bombyx mori* et *Pieris brassicæ*). (*Ibid. T. V, pp. 105-128.*)
1928. PARAT (M.). Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme. (*Arch. anat. microsc. T. XXIV, pp. 73-357.*)
1924. PARAT (M.) et PAINLEVÉ (J.). Appareil réticulaire interne de Golgi, trophosponge de Holmgren et vacuome. (*C. R. Ac. sc. T. CLXXIX.*)
1925. — Mise en évidence du vacuome et du chondriome par les colorations vitales. (*Bull. Histol. appl. T. II.*)
1889. PEKARSKI (J.). Sur les cellules pérित्रachéales des Insectes. (*Mémoire de la Société des Naturalistes de la Nouvelle Russie. Odessa. Vol. XIV, pp. 231-243.*)
1901. PÉREZ (Ch.). Sur les cenocytes de la Fourmi rousse. (*Bull. Soc. ent. France. T. XIX, pp. 351-353.*)
1910. — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides. (*Arch. Zool. exp. et gén. [5]. pp. 1-274.*)
1911. — Observations sur l'hystolyse et l'histogénèse dans la métamorphose des Vespides. (*Mém. Cl. sc. Acad. Roy. Belg. [2]. pp. 1-103.*)
1917. FIGORINI (L.). Sul meccanismo di formazione e sul significato biologico del bozzolo. (*Ann. R. Staz. Bac. Vol. XLII, pp. 72-92. Padova.*)
1904. PLOTNIKOW (W.). Ueber die Häutung und ueber einige Elemente der Haut bei den Insekten. (*Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI.*)

1907. — Contribution à la connaissance des processus de la mue chez les Insectes (en russe, résumé en allemand). (*Travaux de la Soc. des Natur. de Saint Pétersbourg*. Vol. XXXVIII, fasc. 1, pp. 17-23.)
1925. POISSON (R.). Sur un processus particulier d'élimination des produits uriques chez certains Hémiptères. (*Bull. Soc. Zool. France*, T. L, pp. 116-124.)
1925. POLICARD (A.) et PAILLOT (A.). Etude de la sécrétion de la soie à l'aide de rayons ultra-violetes filtrés (lumière de Wood). (*C. R. Ac. Sc.*, T. CXXXI, p. 378.)
1910. POYARKOFF. Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (la Galéruque de l'Orme). (*Arch. Anat. microsc.* T. XII.)
1897. PRENANT (A.). Rapport du noyau et du corps protoplasmique dans les cellules des tubes hépatiques de l'*Oniscus murarius*. (*C. R. Soc. Biol.* T. 4, 10^e s.)
1925. REMY (P.). Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques Invertébrés. (*Thèse Nancy*.)
1901. RIBAU COURT (de). Les néphrocytes. (*C. R. Soc. Biol.* T. LIII, p. 43.)
1910. RIMSKY-KORSAKOW (M.). Ueber das Spinnen der Embiiden. (*Zool. Anz.* Bd. XXXIV.)
1914. — Ueber den Bau und die Entwicklung der Spinnapparates bei Embiiden. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. CVIII.)
1934. ROGER (H.). Les fonctions internes du poumon. (*Biologie médicale*. Vol. XXIV, n^o 6.)
1860. ROUSSEL (C.). Recherches sur les organes génitaux des Insectes Coléoptères de la famille des Scarabéides. (*C. R. Acad. Sc. Paris*. T. L.)
1936. RUMJANTZEW. Accumulation granulaire des colorants acides et basiques dans le protoplasme des cellules mésenchymateuses. (*Arch. Anat. microscop.* T. XXXII.)
1930. SAGUCHI (S.). Das Nukleonephelium und seine Beziehungen zum Zytoplasma in den Nervenzellen. (*Zytologische Studien*. Heft IV, Kanazawa.)
1908. SAMSON KATHARINA. Ueber das Verhalten der Vasa Malpighi und die excretorische Funktion der Fettzellen während der Metamorphose von *Heterogenea limacodes* Hufn. *Zool. Jahrb. abt. anat.* Bd. XXVI, p. 403.)
1912. SCHULZE (P.). Ueber Versondrüsen bei Lepidopteren. (*Zool. Anz.* T. XXXIX, pp. 433-44.)
1931. SHIMIZU (S.). On the origine of the crystals in the exuvial fluid of the silkworm larva. (*Proc. Imp. Acad. Tokyo*. T. VII, pp. 361-362.)
1904. SILVESTRI (F.). Contribuzione alla conoscenza della metamorfosi e dei costumi, della *Lebia scapularis* Fourcr. con descrizione dell'apparato sericiparo, della larva. (*Redia*. Vol. II, fasc. 1, Firenze.)
1859. SIRODOT (M.-S.). Recherches sur la sécrétion chez les Insectes. (*Ann. Sc. nat.* [4]. T. X.)
1910. SITOWSKI (L.). Experimentelle Untersuchungen über vitale Färbung der Mikrolepidopterenraupen. (*Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau*.)
1929. SMITH (H.-W.). The excretion of ammonia and urea by the gills of Fish. (*Journ. biol. Chem.* T. LXXXI.)

1935. SNODGRASS (R.-E.). Principles of Insect Morphology. (Mac Graw-Hill, Édité., New-York.)
1910. STENDELL (W.). Ueber Drüsenzellen bei Lepidopteren. (*Zool. Anz.* T. XXXVIII, pp. 582-585.)
1912. — Beiträge zur Kenntnis der Enocyten von *Ephestia kuehniella* Zeller. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. CII, pp. 136-168.)
1929. TAHIR BEY. Recherches histophysiologiques sur le tube digestif du Ver à soie, au cours de la mue. (*Bull. hist. appl. phys. et path.* Lyon, VI, 1929, pp. 361-370.)
1929. TAHIR ERTROGOUL. Recherches cytologiques sur la valeur morphologique et le rôle des glandes exuviales chez *Bombyx mori*. (*Ibid.*, pp. 352-358.)
1911. TANAKA. Studies on the anatomy and physiology of the silk producing Insects. On the structure of the silk glands and the silk formation in *Bombyx mori*. (*Journ. of College of agr. Japon.* Vol. IV, part. V.)
1928. TCHANG-YUNG-TAI. Observations sur la biologie des Chenilles de *Galleria mellonella*. (*Bull. Soc. Zool. France.* Vol. LIII.)
- 1929 a. — Recherches sur l'histogénèse et l'histophysiologie de l'épithélium de l'intestin moyen chez un Lépidoptère (*Galleria mellonella* L.). (*Thèse. Bull. Biol. France et Belgique.* Suppl. XII, pp. 1-144.)
- 1929 b. — Sur l'origine de la membrane péritrophique dans l'intestin moyen des Chenilles de Lépidoptères. (*Bull. Soc. Zool. France.* Vol. LIV, pp. 255-263.)
1902. TOWER. Observations on the structure of the exuvial glands and the formation of the exuvial fluid in Insects. (*Zool. Anz.* Bd. XXV, pp. 466-472.)
1928. UVAROV (B.-P.). Insect Nutrition and Metabolism. (*A Summary of the Literature.*) (*Transact. Ent. Soc. London.*)
1878. VAN LIDTH DE JEUDE (TH. W.) et ENGELMANN. Zur Anatomie und Physiologie die Spinndrüsen der Seidenraupe. (*Zool. Anz.* T. I.)
1925. VEJDOVSKY (F.). Quelques remarques sur la structure et le développement des cellules adipeuses et des œnocytes pendant la nymphose de l'Abeille mâle. (*La Cellule.* T. XXXV, pp. 63-97.)
1935. VERGNE (M.). Contribution à l'Éthologie et au Développement post-embryonnaire de quelques Hyménoptères Prédateurs (Sphégiens) en particulier de *Philanthus triangulum* F. (*Thèse Sc. Paris.*)
1927. VERNE (J.). La détection histochimique des nucléines. (*Bull. hist. appl.* T. IV.)
1900. VERNON (E.). Beitrag zur Enocyten Litteratur. (*Zool. Anz.* T. XXIII, pp. 657-661.)
1902. — Observations on the structure of the exuvial glands and the formation of the exuvial fluid in Insects. (*Ibid.* T. XXV, pp. 652-654.)
1911. — Zur Kenntnis der Drüsenzellen (sogenannter innerer secretion) welche in den Blutlakunen der Insekten vorkommen. (*Zool. Anz.* Bd. XXXVIII, nos 11-12, pp. 295-301.)
1917. — Il Filugello e l'arte di governarlo. (*Milano, Soc. editrice.*)

1914. VIGNON (L.) et BAY (L.). La soie au point de vue scientifique et industriel. (*Baillière et fils, Éditeurs, Paris.*)
1908. VORHIES (C.-T.). The developpment of the nuclei of the spinning glands cells of *Platyphylax designatus*. Walker. (*Biol. Bull. T. XV.*)
1930. WACHTER (S.). The moulting of the silkworm and a histological study of the moulting gland. (*Ann. Ent. Soc. Amer. T. XXIII, pp. 381-391.*)
1886. WIELOWIEJSKI (H.-R.-V.). Ueber das Blutgewebe der Insekten. (*Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII, pp. 512-536.*)
1931. WIGGLESWORTH (V.-B.). The physiology of excretion in a bloodsucking Insect, *Rhodnius prolixus* (Hémiptère). (*J. exp. Biol. Edinburgh. VIII, 1931.*)
1933. — The physiology of the cuticle and the ecdysis in *Rhodnius prolixus* (Triatomidae) with special reference to the function of the œnocytes and of the dermal glands. (*Quart. Journ. Micros. Sc. Vol. LXXXVI.*)
1934. — The Physiology of Ecdysis in *Rhodnius Prolixus* (Hemiptera). II. Factors controlling Moulting and « Metamorphosis ». (*Ibid. Vol. LXXXVII.*)
1925. WILSON (E.). The cell in development and heredity. (3^e édit. *Mac Millan Ed. N. Y.*)
1916. WILLERS (W.). Celluläre Vorgänge bei der Häutung der Insekten. (*Zeitschr. f. wiss. Zool. T. CXVI, pp. 43-74.*)
1890. WISTINGHAUSEN (C.-V.). Ueber Tracheendigungen in der Sericterien der Raupen. (*Ibid. T. XLIX, pp. 565-582.*)
1934. ZAVREL (J.). Vitalfärbung der *Mochlonyx* larven. (*Mémoire Soc. Zool. Prague, 1933-1934.*)
1935. — Endokrine Hautdrüsen von *Syndiamesa branicki* Now. [(Chironomidae). (*Publication de la Faculté des Sciences de l'Université de Brno.*)

EXPLICATION DES PLANCHES

H. = hématoxyline. — Pr. = triple coloration de Prenant. — B. = Bouin. — FL. = Flemming. — PCA = Picro-chromo-acétique.

PLANCHE I
LÉPIDOPTÈRES

(Les figures 1 à 7 se rapportent à *Sericaria mori*.)

- FIG. 1. Section d'une glande productrice de nouveau-né montrant d'une part les tonofibrilles, d'autre part la lobation du noyau. Au centre de la lumière glandulaire se trouve de la soie. B. H. Pr. × 2000.
- FIG. 2. Nucléoles. Formes diverses en tétrades, haltères, massues. Fixation Hirschler M.
- FIG. 3. Portion de tube fileur. PCA. H. × 1250.
- FIG. 4. Méthode de Benda mettant en évidence les mitochondries dans une cellule de la portion productrice × 750.
- FIG. 5. Imprégnation osmique. Une portion de tube producteur. Vésicules réparties uniformément dans le cytoplasme. Fix. : Hirschler G. Imprégnation Os O4, 2 p. 100. × 2200.
- FIG. 6. Imprégnation osmique d'une portion du tube conducteur. 4^e âge. Fix. : Hirschler G. Imprégnation Os O4 2 p. 100. × 3000.

1. Alors que ce mémoire était à l'impression, Mlle LI-HAO a publié aux *Comptes rendus de la Société de Biologie*, deux notes relatives à la sécrétion de la soie et aux colorations vitales des Vers. Elle ne tient pas compte de nos travaux antérieurs (P. GRASSÉ et L. LESPERON, 1934-35) et résume simplement des recherches entreprises en 1928 sous la direction de M. le professeur GRASSÉ.

FIG. 7. Imprégnation osmique d'une portion du tube producteur d'une larve ayant commencé depuis plusieurs heures le filage de son cocon $\times 1200$.

FIG. 8. *Galleria melonella*. Section de glande productrice de soie. Fix. B. col. H. Pr. $\times 650$.

FIG. 9. *Sericaria mori*. Noyau de la zone productrice. Grand polymorphisme des nucléoles. Microsomes arrondis dont quelques-uns sont réunis entre eux par des tractus $\times 2000$.

PLANCHE II TRICHOPTÈRES

FIG. 10. *Philopotamus*. Noyau de glande séricigène montrant le volume important des nucléoles et quelques tractus reliant l'un à l'autre des microsomes. Hirschler G. Pr. $\times 3000$.

FIG. 11. *Hydropsyche*. Imprégnation osmique d'une portion productrice de glande séricigène d'une larve commençant sa métamorphose. Fix. Hirschler G. 24 heures; imprégnation Os O4, cinq jours. $\times 2000$. Section de $2\frac{1}{2}\mu$ d'épaisseur.

FIG. 12. *Hydropsyche*. Glande montrant l'expulsion dans la cavité glandulaire des premières gouttes de soie. On remarquera dans le cytoplasme grand nombre d'éléments osmiophiles. Hirschler G. H. Pr. $\times 1200$.

FIG. 13. *Philopotamus*. Portion de glande séricigène, remarquable par le grand nombre d'enclaves contenues dans le cytoplasme alors que la cavité renferme de la soie en grande quantité. Fix. Hirschler M. 24 heures. Pr. $\times 1350$.

FIG. 14. Glande séricigène de Trichoptère sp. FL. acétique. Pr. $\times 1000$.

FIG. 15. *Rhyacophila*. Glande séricigène dont la cavité est remplie de soie. Le cytoplasme contient beaucoup de vacuoles et de grains colorables par l'hématoxyline. FL. sans acide acétique. H. Pr. $\times 1200$.

PLANCHE III HYDROPHILE — EMBIA

FIG. 16. *Hydrophilus pistaceus*. Imprégnation osmique mitochondriale d'une portion de glande annexe de l'ovaire. Fix. Hirschler M. 24 heures; Os O4, 4 jours. $\times 1000$.

FIG. 17. *Hydrophilus pistaceus*. Imprégnation osmique des corps de Golgi. Hirschler G. 24 heures; Os O4 5 jours. $\times 1000$.

FIG. 18. *Hydrophilus pistaceus*. Crypte glandulaire d'un Insecte n'ayant plus que la pointe terminale de l'enveloppe soyeuse de ponte à tisser. Dans le cytoplasme, quelques enclaves colorables par l'hématoxyline. Des boules de sécrétion tombent dans la lumière glandulaire. Fix. Hirschler G. H. Pr. $\times 1000$.

FIG. 19. Même glande. Zone montrant la vacuolisation du cytoplasme.

FIG. 20. *Monotylota (Embia) ramburi*. Deux vésicules glandulaires du métatarse de la patte antérieure. Granulation chromatique abondante dans le cytoplasme. À l'intérieur des cavités se trouve de la soie dont la zone la plus interne accolée au cytoplasme est plus foncée. Noyaux abondants; nucléoles relativement gros. B. urée. H. Pr. $\times 1000$.

FIG. 21. *Monotylota*. Entre les vésicules glandulaires on remarquera des cellules polymorphes à noyau chromatique. Près de l'hypoderme, section de trachée avec son noyau propre. Fix. : FL. acétique. H. Pr. $\times 800$.

PLANCHE IV VER A SOIE — EMBIA

FIG. 22. *Sericaria mori*. Glande exuviale au sortir de la 4^e mue. B. H. Pr. On remarquera le grand développement du noyau et les vacuoles dépourvues d'enclaves.

FIG. 23. *Sericaria mori*. Glande exuviale avant la 4^e mue. Noyau remarquable par son étirement. Cytoplasme très vacuolisé. Nombreuses granulations à l'intérieur des vacuoles. Deux cellules chitinogènes entourent le canal excréteur de la glande. Fix. : B. H. Pr.

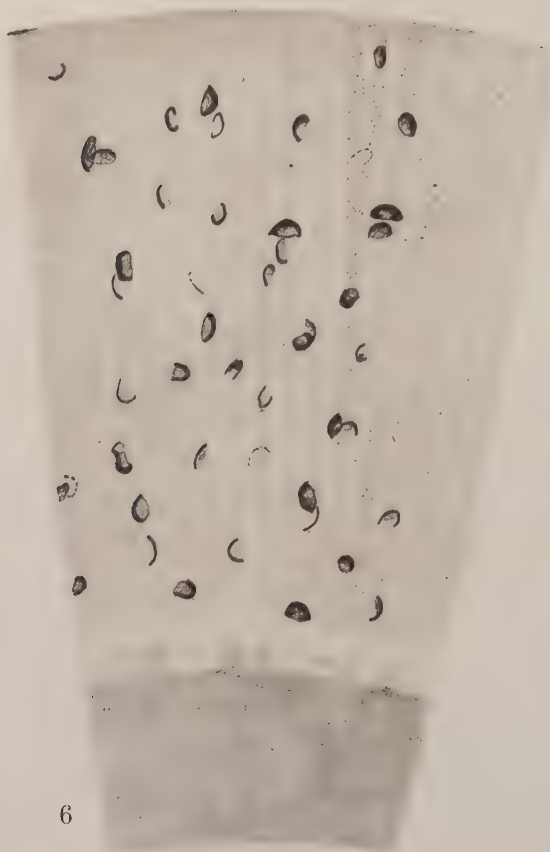
FIG. 24. *Monotylota*. Coupe du métatarse. Vésicules glandulaires nettement individualisées (type I de Rimsky Korsakow). FL. acétique. H. Pr.

FIG. 25. *Embia*. Les glandules se sont fusionnées en deux syncytiums $\times 250$.

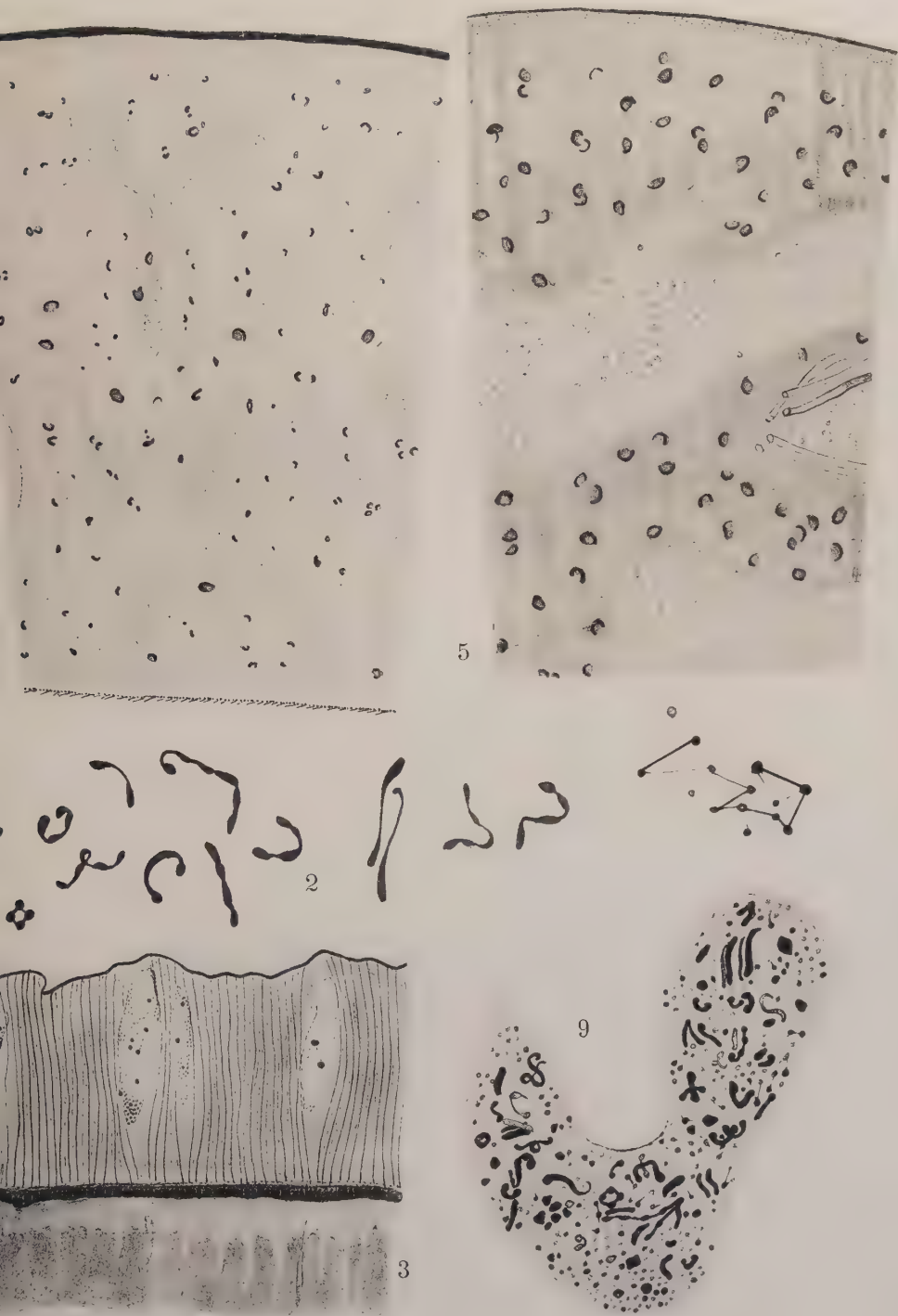
FIG. 26. *Embia*. Les glandules se sont ouvertes sous la poussée de la soie les baignant de toutes parts $\times 250$.

PLANCHE V VER A SOIE

Larve du 5^e âge injectée de bleu trypan. L'animal, après fixation au liquide de Bouin, a été ouvert médioventralement. Les cellules colorées en bleu se répartissent en deux catégories : les cellules péricardiales disposées sur les muscles aliformes et les ornocytes situés autour des stigmates et s'étendant latéralement tout le long du corps. À la partie antérieure, les tubes conducteurs de la soie sont sectionnés.



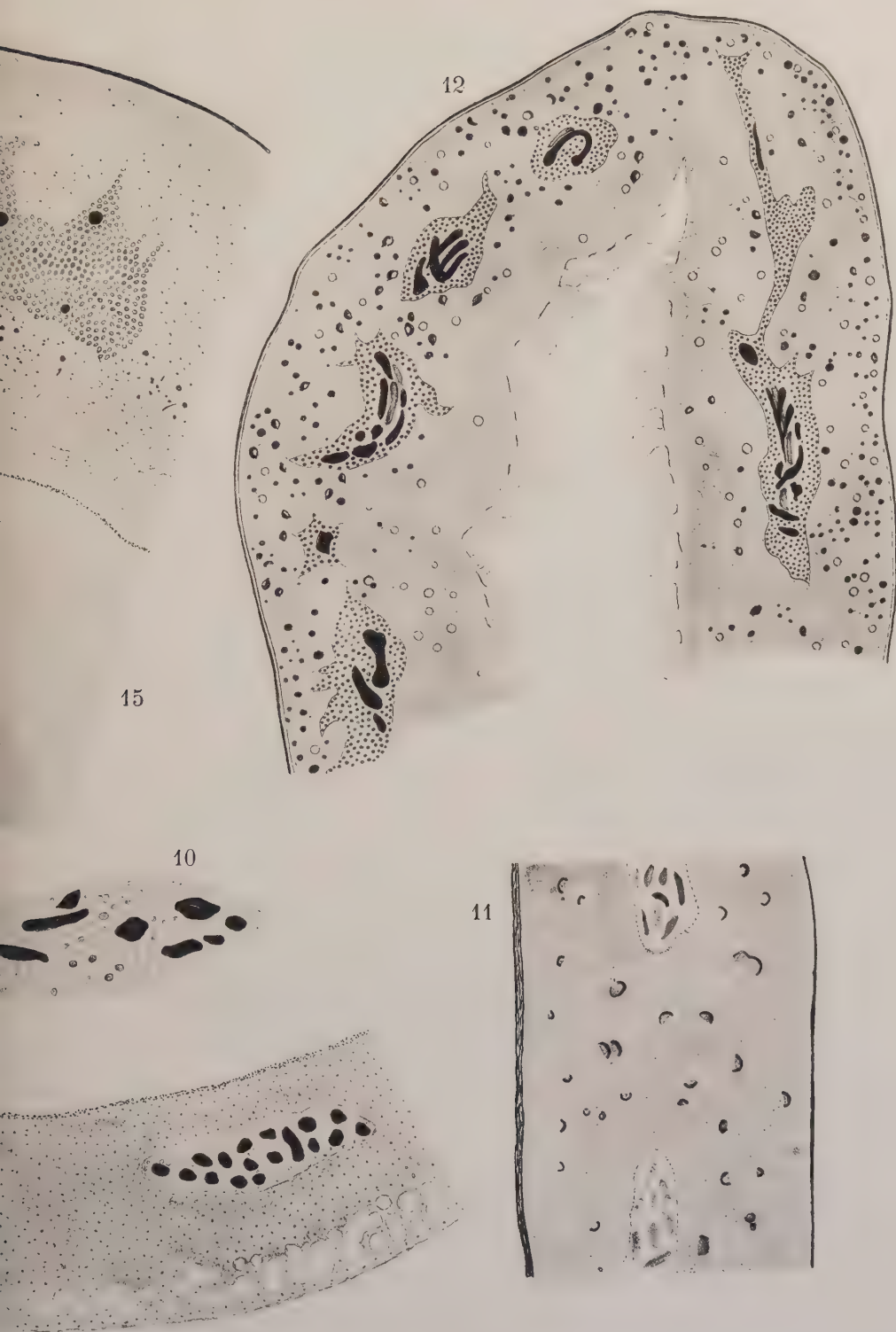
Auct. del.

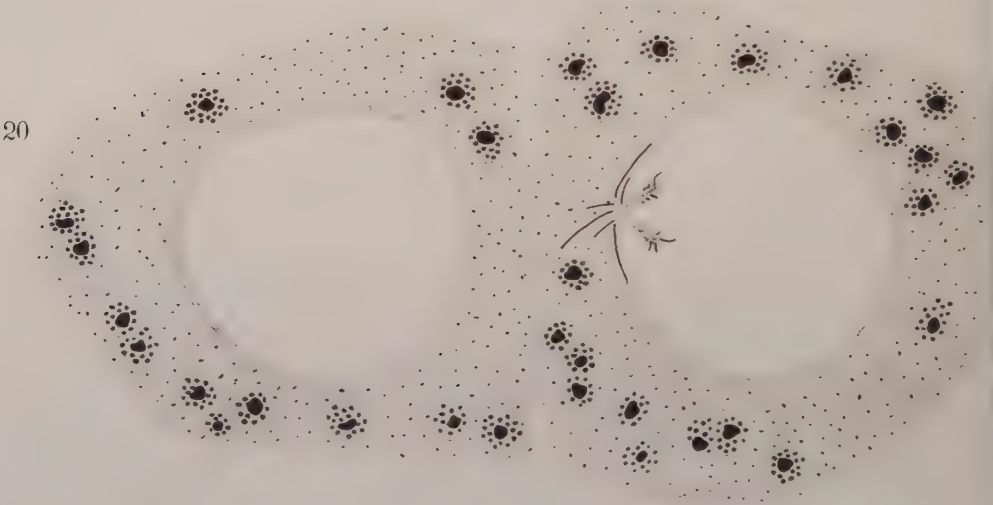
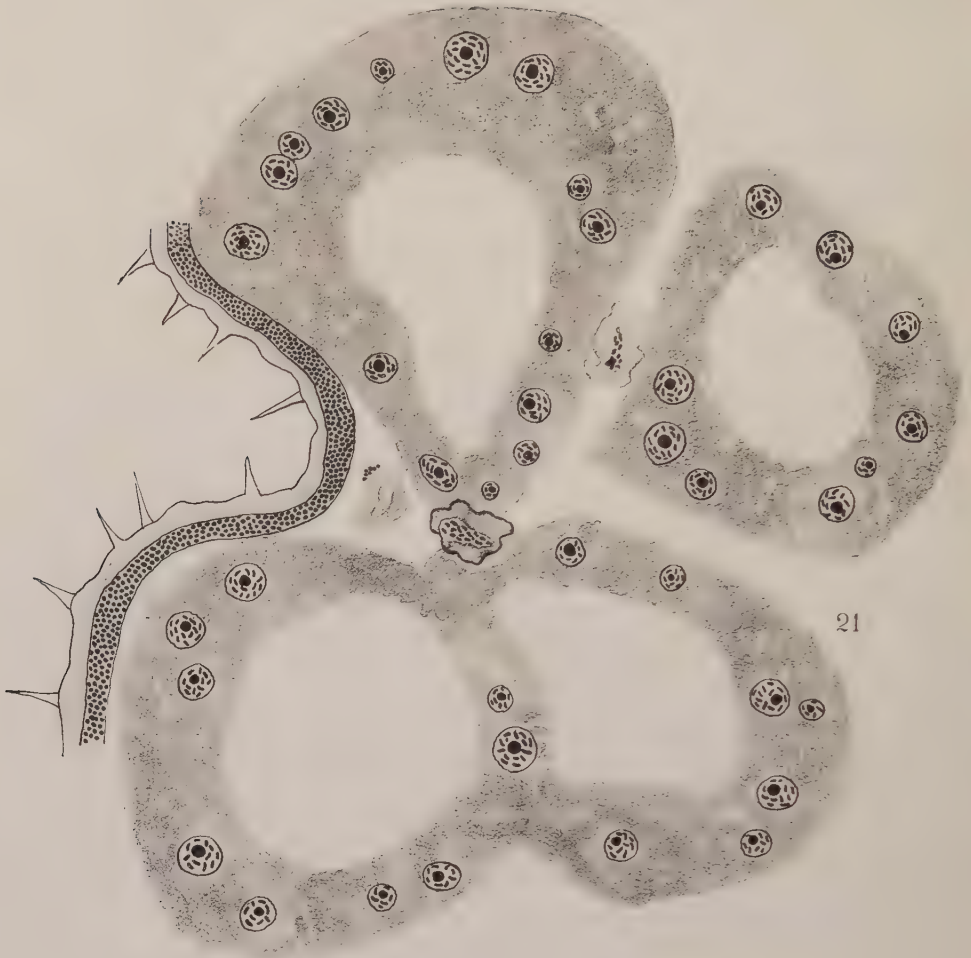


Phototypie Fauchoux et Fils, Chelles

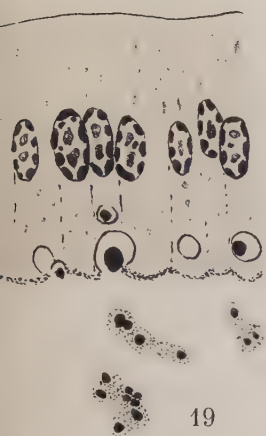


Auct. del.

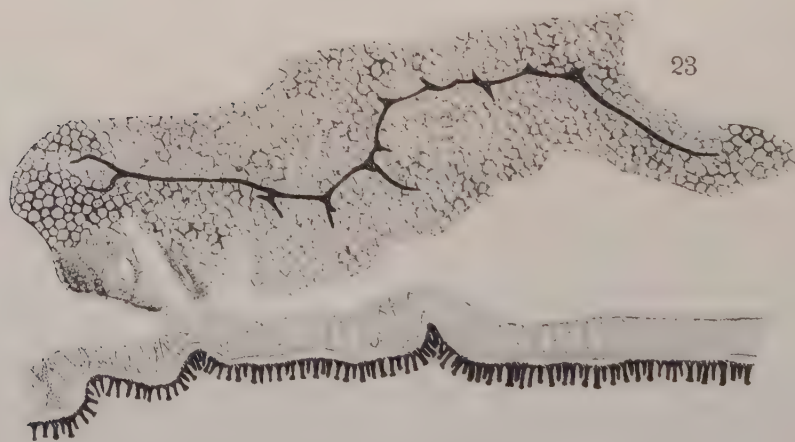
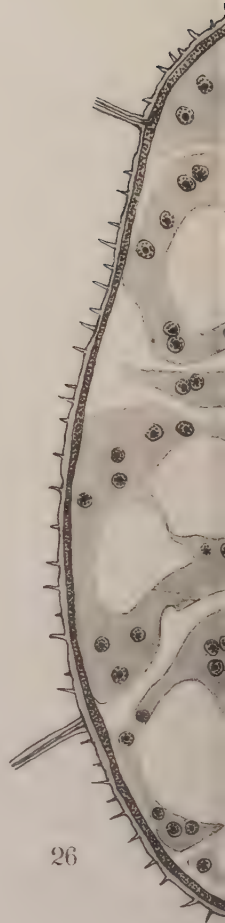




Auct. del.



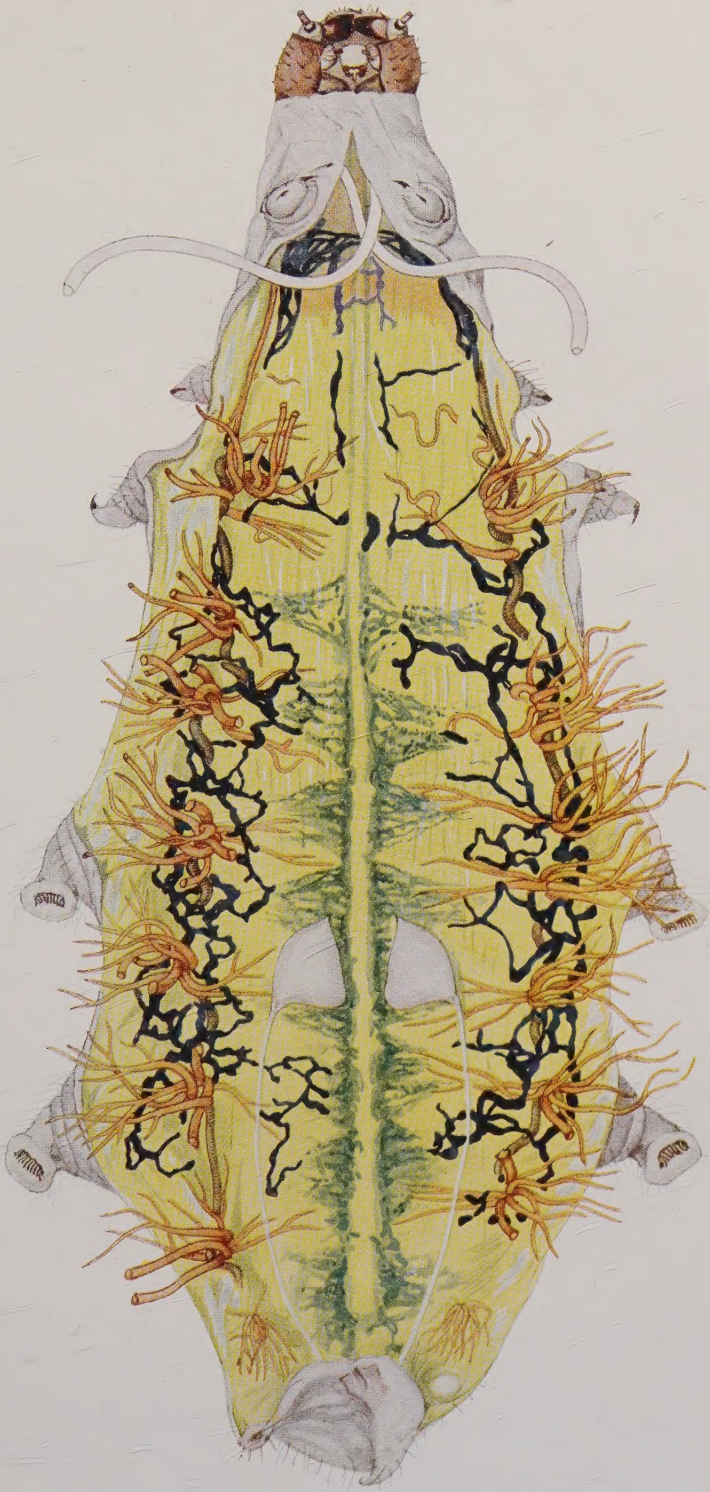
Phototypie Fauchoux et Fils, Chelles



Auct. del.



Phototypie Faucheux et Fils, Chelles



LESPERON pinx.

SERICARIA MORI

P. ANDRÉ, imp.

